

annales
de
zoologie
écologie animale

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON

inra

AZEA7.3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09

Directeur général : R. FÉVRIER

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, C. CALET, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, G. JOLIVET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I. N. R. A.,
11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie-Écologie animale.

- E. BILIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
- C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les insectes sociaux,
91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur de la Station de Physiopathologie de la Nutrition, Saint Genès
Champanelle, 63110 Beaumont.

Annales d'Hydrobiologie.

- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
- J. LECOMTE, Chef du Département d'Hydrobiologie, C. N. R. A.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1975

Vol. 7 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

MÉCANISMES DE FORMATION DES ZOOCÉCIDIES

G. STREBLER

*Institut national agronomique, Paris-Grignon,
78850 Thiverval-Grignon*

RÉSUMÉ

Les zoocécidies sont le résultat de morphoses dont la formation est liée à la présence d'un parasite. Elles se forment dans des tissus végétaux en croissance, parfois à partir de tissus indifférenciés ou dédifférenciés. Les tissus de la galle présentent en général des particularités histologiques et cytologiques caractéristiques d'un hyperfonctionnement.

Les processus de formation relèvent de fonctions normales de la croissance, mais ces fonctions sont déplacées dans l'espace et dans le temps. La cécidogénèse répond le plus souvent à une hypertrophie et à une hyperplasie dans le rayon de champs morphogénétiques à gradients décroissants depuis un centre occupé par l'animal ; dans certains cas on note en outre des inhibitions ou des actions organoïdes à distance, rarement des lyses.

Parmi les mécanismes de la cécidogénèse on peut observer parfois une initiation par une action mécanique de la part de l'insecte. Le plus généralement, on met en cause une chimio-induction d'origine buccale salivaire, maternelle (à la ponte) ou excrémentaire dont le facteur actif pourrait intervenir au niveau des substances végétales à action hormonale ou des systèmes enzymatiques des métabolismes.

Les cancers d'animaux classiques résultant de la multiplication de *cellules-filles* génétiquement différenciées sont totalement différents des zoocécidies formées de *cellules-voisines* soumises à un champ morphogénétique exceptionnel.

I. — DÉFINITION DES ZOOCÉCIDIES

« Opera omnia de gallis », publié par MALPIGHI en 1687, peut être placé à la base de la cécidologie ; une soixantaine de galles, ainsi que des observations de pontes d'Insectes, y sont décrites. CAMERARIUS, REAUMUR, LACAZE-DUTHIERS ont donné ensuite des définitions plus ou moins larges des cécidies. THOMAS de BEYERINK définit les galles comme étant des productions anormales, de forme diffuse ou définie, propres à l'hôte végétal, formées uniquement de tissus de ce dernier, et dont l'agent causal est un organisme étranger animal ou végétal. Cette définition est plus précise que celle de ses devanciers car elle élimine les excroissances en moisissures et fructifications de champignons. Pour nous restreindre au domaine des zoocécidies, empruntons la

définition plus concise et plus simple de H. J. MARESQUELLE et J. MEYER : « les zoocécidies sont des morphoses, c'est-à-dire des structures végétales anormales, dont la formation est liée à la présence d'un parasite ». Nous éliminons ainsi les nodosités de formes constantes, mais non tout à fait définies, et les tumeurs de forme massive, indéterminée, dues à des Bactéries et des Champignons.

Cette définition est assez large pour inclure les différents types de galles résultant :

- de phénomènes de croissance non seulement positive (hyperplasie et hypertrophie), mais aussi négative (comme des inhibitions d'élongations) ;
- des réactions au contact du parasite (formation des tissus nourriciers) ou à distance en des lieux plus éloignés (raccourcissement d'entre-nœuds par exemple) ;
- des tumeurs histioïdes (comme celles trouvées sur les parois de galeries dues à certains animaux mineurs) ou des différenciations organoïdes (par exemple une galle de fleur).

Les zoocécidies ont été classées selon les époques et les auteurs sur la base de divers critères d'ordre morphologique, anatomique, histologique, cytologique, biologique, systématique. Citons par exemple HAMMERSCHMIDT qui retient les formes extérieures (galles conoïdes, subglobuleuses, disciformes, bédégars etc.), REAUMUR qui étudie les ouvertures et cavités (galles à une ou plusieurs loges, à loges communicantes ou non etc.), LACAZE-DUTHIERS qui groupe les galles selon leur situation dans les tissus (galles externes ou internes) et HOUARD selon leur situation sur la plante (acrocécidies des extrémités, bourgeons, fruits et pleurocécidies des racines, tiges et feuilles), BEYERINK qui tient compte de la durée de croissance (galles à croissance non limitée renfermant plusieurs générations ou galles à croissance limitée dues à des larves et des imagos etc.), KUSTER qui prend pour base le type de tissu transformé (galles organoïdes formées au cours de la différenciation d'un organe, galle histioïde formée dans la masse des tissus) ; KUSTENMACHER enfin qui prend en considération des critères de la systématique des végétaux (galles d'Angiospermes ou galles de Gymnospermes) et HOUARD des critères de classification des parasites (cécidozoaires Acariens, Diptères, etc. et cécidophytes Champignons, Bactéries).

Plus récemment GARRIGUES (1951) réussit à intégrer un grand nombre de ces considérations par une large étude de la morphologie (par exemple les dimensions) de l'anatomie (ouvertures et cavités), de l'histologie (formation des tissus nourriciers) et de la cytologie (hypertrophie nucléaire) ainsi que des processus de formation des galles (lyse de tissus ou parois cellulaires) ; il est amené à des groupements correspondant à la systématique des vecteurs, qui en effet présentent le plus souvent par leur constitution externe (appareil buccal) et interne (glandes du tube digestif) des analogies à l'origine de cécidies semblables, sinon dans leur forme exacte, du moins dans leur construction. Sur la base d'une différenciation quantitative, allant de galles peu volumineuses à d'autres formées de massifs tissulaires importants à croissance plus ou moins illimitée, il s'établit une gradation des cécidies dues aux Acariens et aux Insectes jusqu'aux mycocécidies, nodosités de Légumineuses et enfin aux tumeurs bactériennes ; dans le sens d'une différenciation qualitative on passe de galles simples à des galles complexes par les échelons suivants : acarocécidies, mycocécidies et tumeurs bactériennes, puis hémiptérocécidies et tenthrédinocécidies et enfin diptérocécidies et galles d'Hyménoptères supérieurs (surtout de Cynipidés) ainsi que nématocécidies (qui présentent des processus de formation et de structures particulières). Cette classification (fig. 1) tient compte des deux aspects essentiels de la formation

des galls : celles-ci proviennent, dans tous les cas, de processus de croissance végétale qui se développent au-delà de la normale, d'une part en quantité, d'autre part dans leur différenciation.

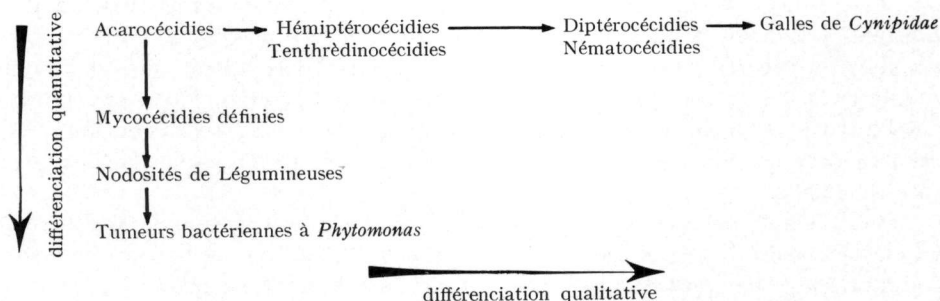


FIG. 1. — Classification des galls d'après leur différenciation quantitative et qualitative (d'après GARRIGUES modifié)

II. — L'HYPERTROPHIE CÉCIDOGÈNE

Historique

Il est particulièrement intéressant de suivre, par le biais de l'histoire des travaux relatifs à la cécidogénèse, l'évolution de la pensée scientifique. Jusqu'au 17^e siècle on se borne à donner des descriptions morphologiques et anatomiques des galls, éventuellement leur mode d'emploi en sorcellerie, médecine et tannerie ; les connaissances n'avaient, somme toute, nullement progressé depuis HIPPOCRATE, THEOPHRASTE et PLINE.

Il a fallu ensuite de nombreux errements pour se rapprocher peu à peu d'une conception scientifique de la cécidogénèse. C'est ainsi que REDI (+ 1698), biologiste animiste, bien que soupçonnant les Insectes gallicoles d'être issus d'œufs déposés par des mouches, attribue la formation de la galle à une génération spontanée de l'âme végétative. MALPIGHI (+ 1694), médecin s'intéressant à l'entomologie et à la chimie, après avoir observé des pontes d'Insectes cécidogènes, pense à une introduction avec l'œuf d'un liquide spécial, « l'acide vitriolique », provoquant la formation de la galle. REAUMUR, suivant sa pensée de physicien et de pathologiste (+ 1757), attribue à l'action mécanique de la piqure un afflux anormal de sève, suivi d'une excroissance des tissus autour de la dépression où est logée la larve, la galle étant ainsi formée de proche en proche ; chez les Cynipidés, l'afflux des suc végétaux serait dû à la présence de l'œuf en développement, « centre de chaleur ». Ensuite d'autres chercheurs (LACAZE-DUTHIERS, 1853 ; COURCHET, 1880 ; BEYERINK, 1883 ; FOKER, 1896) associent avec plus ou moins de bonheur l'action de la piqure des Insectes avec celle d'une substance émise par les parasites.

Nous ne mentionnerons que les premiers travaux importants relatifs à des études expérimentales, des résultats plus récents constituant l'objet essentiel du présent travail. Elles empruntent surtout deux directions : d'une part l'identification des

substances cécidogènes et la création de galles expérimentales par divers procédés physiques ou chimiques, d'autre part l'étude de la différenciation des tissus cécidiens. LABOULBENE (1892) est l'un des premiers chercheurs à essayer de créer une galle expérimentale par des piqûres, des inclusions de corps étrangers dans les tissus végétaux, des venins d'Abeilles et de Fourmis, l'application d'eau de lavage de tissus des parasites ; il conclut à une induction cécidogène due à des sécrétions de glandes annexes de l'appareil génital de la femelle, de glandes débouchant dans la cavité buccale ou à des transsudations de Nématodes ou de Bactéries. MOLLIARD (1910) et ROSE (1936) entre autres obtiennent, par diverses substances associées ou non à une action mécanique, des tissus hypertrophiés, mais ces excroissances sont loin de représenter une galle.

D'autres auteurs essayent parallèlement d'éclaircir le problème de la différenciation de la galle et de ses tissus. Il faut placer à la base de ces travaux ceux de HOUARD (1903) qui constate que l'action cécidogène diminue lorsqu'on s'éloigne du parasite (il détermine un rayon d'activité cécidogénétique) et que la galle ne se développe qu'en présence et durant l'activité du parasite. MARESQUELLE (1936) et SCHNELL (1937) approfondissent ces études en constatant la dépolarisation de la croissance suivie d'autres processus physiologiques de formation des galles.

Propriétés générales

La formation d'une galle obéit à certains principes :

— THOMAS (1872) énonce le principe de l'aptitude à l'hyperplasie localisée dans les parties de la plante encore en croissance et surtout les méristèmes ; ce principe n'a pas encore été infirmé. En fait l'âge d'apparition de l'inaptitude à former une galle est variable avec les plantes, les tissus atteints et les cécidozoaires. Une certaine différenciation n'empêche pas l'hyperplasie puisque des tissus palissadiques par exemple sont atteints par des Aphides. De plus divers tissus, avant de subir l'hyperplasie et l'hypertrophie, peuvent subir une dédifférenciation plus ou moins poussée ; l'indifférenciation d'ébauches cécidiennes serait plus une tendance, un point de départ vers une différenciation nourricière, qu'une nécessité pour les proliférations cécidogènes (MEYER J.).

— De nombreux auteurs depuis COURCHET (1880) ont constaté qu'une action continue du cécidozoaire était indispensable. La mort naturelle ou la destruction expérimentale de ce dernier arrête la formation de la galle (VORMS-RAVILLARD, 1935 ; MARESQUELLE et SCHNELL, 1936 ; ROTH, 1949 ; PLUMB, 1953 ; NOLTE, 1954 ; BECK, 1955 ; LEWIS et WALTON, 1958, STREBLER, 1968). C'est ainsi que certains Insectes piqueurs comme les Cercopidés, Aphides, Psylles, Coccidés et aussi les Acariens et les Nématodes, à l'état adulte ou larvaire, doivent agir en continuité par leur piqûre d'alimentation comprenant une phase d'injection de la salive, et avec elle sans doute de substances morphogènes. Divers Diptères (Cécidomyidés et Muscidés), Hyménoptères (Cynipidés et Tenthredinidés), Coléoptères et Lépidoptères agissent de façon ininterrompue par l'intermédiaire de larves brouteuses provoquant la stimulation cécidogène par la lésion des tissus consommés, l'action des excréments, ou par celle des larves suceuses heurtant, meurtrissant les cellules hypertrophiées, aspirant leurs sucs au travers d'une paroi qui laisse sans doute passer des substances salivaires cécidogènes. Dans certains cas on note des formations propres aux diffé-

rents stades ou à l'âge du parasite, liées en conséquence à des actions inductrices différentes : des galles de *Cynips* sont formées grâce à une action cécidogène avant l'éclosion de la larve (rapportée en général à l'action de la femelle à la ponte), suivie, à l'éclosion de la larve, d'une lyse de ces massifs de cellules hypertrophiées et ensuite d'une nouvelle croissance cécidogène. MOLLIARD (1926) note également cette étroite liaison entre l'action inductrice continue et le développement des galles par les observations suivantes : *Mikiola fagi* provoque la formation de grandes galles en forme de bouteille. Parasité par *Secodes* sp. (Hyménoptère Chalcidien), la vie du cécidozoaire et les dimensions de la galle sont réduites de moitié ; d'autres parasites qui présentent la même durée de développement que *Mikiola fagi*, permettent au contraire l'obtention d'une galle de dimensions plus importantes. Bien plus, le complexe galle-cécidozoaire isolé est parfois doué de survie, voire de croissance après sa rupture avec la plante : les galles de *Neuroterus* se développent en hiver, sur le sol, après s'être détachées des feuilles. Ces constatations permettent de séparer nettement les galles des cancers d'animaux, car la présence et l'action indispensable du cécidozoaire permettent d'éliminer l'hypothèse d'une mutation de croissance pour les premières.

— Par ailleurs, il faut bien se rendre à l'évidence que les processus de formation des galles sont les mêmes que ceux qui édifient les tissus normaux, comprenant les mêmes phénomènes morphogénétiques et histogénétiques. La différence avec ces derniers consiste dans leur intervention à un moment inusité du développement de la plante, sous une intensité anormale, et dans un bouleversement plus ou moins prononcé des processus normaux successifs : c'est ainsi que l'on peut noter sur des cellules de galles l'inhibition de la croissance cellulaire alors que la membrane poursuit son développement, ou encore un déphasage important entre la division cellulaire et celle du noyau. Quelques structures anormales, tels les poils des érinoses ou la formation inhabituelle de chloroplastes dans des cellules qui en sont normalement dépourvues semblent être plutôt dues à l'induction de facultés latentes ; GERTZ attribue de telles formations à une origine phylogénétique antérieure. Il n'y a pas création d'une nouvelle chaîne de réactions, mais déblocage d'une activité préexistante, sans doute par le déblocage d'un gène correspondant.

Particularités histologiques et cytologiques

— Une constante des zoocécidies est la formation de tissus nourriciers en plus ou moins grande abondance. Ces tissus se situent près du cécidozoaire, toujours dans son rayon d'action direct ; quelquefois d'origine profonde (le péricycle pour les nématocécidies), ils se forment le plus souvent au niveau de l'épiderme. Les cellules épidermiques des galles ouvertes d'Acariens, d'Hémiptères et de quelques Diptères gardent leurs caractères, alors qu'elles sont hypertrophiées chez la plupart des diptéroécidies fermées ; leur contenu est aspiré par les cécidozoaires. Dans le cas des hyménoptéroécidies les tissus épidermiques subissent des remaniements après les piqûres dont ils ont été l'objet lorsqu'ils n'ont pas disparu simplement par destruction, les larves broutant ces tissus.

Les parenchymes sous-épidermiques sont à l'origine des tissus épais de la galle ; ils subissent un arrêt de différenciation, voire une dédifférenciation, et une multiplication cellulaire associée à une hypertrophie plus ou moins importante, dont le résultat est souvent un tissu à lacunes. Ces cellules présentent surtout des caractères

cytologiques nouveaux que nous préciserons ci-dessous. La régénération des tissus nourriciers se fait le plus souvent par des cellules des couches internes du parenchyme nourricier qui se subdivisent ; les galles complexes des Cynipidés présentent des caractères particuliers : autour de l'œuf se forment des cellules métaplasées dans lesquelles la larve s'enfonce par lyse, un tissu nourricier secondaire se développant ultérieurement à partir d'une assise génératrice nouvelle.

D'autres transformations ou structures apparaissent en fonction des modalités et surtout des lieux de nidification. Il se forme, dans le cas de certaines diptéroécidies et surtout pour les hyménoptéroécidies des éléments de soutien à l'intérieur du parenchyme, autour des tissus nourriciers. Ce sont des éléments ligneux courts, qui restent en vie fort longtemps, souvent durant toute la vie active du parasite. Il peut se constituer ainsi une ou deux gaines selon le cas, mais il ne se forme pas de fibres de soutien isolées. La formation de ces coques semblables à celles qui entourent une amande, est l'un des éléments de comparaison qui fait rapprocher parfois la cécido-génèse de la formation d'un fruit.

Il apparaît en outre, dans la zone corticale de certaines galles d'Arthropodes, des éléments conducteurs reliés aux vaisseaux de la plante, formant une vascularisation spéciale autour de la galle. Ce réseau est plus ou moins serré, plus ou moins abondant (il l'est surtout dans le cas de la présence de gaines de protection) ; sur les nématocécidies ils constituent simplement la suite d'un élément normal.

Au total les acarocécidies, les hémiptéroécidies et quelques diptéroécidies et tenthréidocécidies présentent simplement 5 à 6 assises cellulaires issues d'une hypertrophie centrifuge. Les diptéroécidies fermées, intermédiaires entre les précédentes et les hyménoptéroécidies typiques, présentent un tissu nourricier englobé d'éléments lignifiés protecteurs, l'hypertrophie étant centripète (du bois vers le parasite), mais l'assise centrale présentant des cellules épidermiques. Les galles d'Hyménoptères supérieurs, à hypertrophie centripète, sont entourées le plus souvent de deux gaines lignifiées, puis d'un cortex externe. Les nématocécidies sont histologiquement des formations spéciales puisqu'elles comprennent des cellules géantes, issues de la fusion de cellules initiales, et formant un tissu nourricier autour de l'extrémité orale du parasite, des cellules lignifiées se développant au-delà.

La déhiscence de la galle, enfin, ne met pas en jeu, dans le cas général, des structures spéciales, la larve s'échappant par l'orifice ou rongant la cécidie. Mais il est des exemples où les galles, grâce à l'action de la larve, présentent des points de moindre résistance. L'Insecte s'échappe parfois grâce à des mécanismes spéciaux : c'est ainsi que *Mikiola fagi* sort de sa galle grâce à une zone d'abscission, que *Cecidoses eremita* (un Lépidoptère) la quitte à la suite du soulèvement d'un couvercle, grâce à des mécanismes particuliers de turgescence.

— Des anomalies cytologiques se manifestent surtout au niveau des tissus nourriciers soumis directement à l'action du parasite (MOLLIARD, 1897 ; MEYER, 1948 ; GARRIGUES, 1951). Ces cellules se caractérisent tout d'abord par leur richesse cytoplasmique et la fragmentation vacuolaire ainsi qu'une densité en chondriosomes au-dessus de la normale, l'inexistence de plastides (si ce n'est des protéoplastes dans les cellules géantes des nématocécidies, parfois des amidoplastes et des chloroplastes dans les cellules de la zone corticale les plus éloignées du parasite) ; une forte concentration en ARN et souvent une hypertrophie nucléaire et nucléolaire appréciable.

Ces transformations sont très générales, sauf dans quelques cas de galles très

rudimentaires (de tissus broutés ou de cécidies à mycelium dans lesquelles le Champignon constitue la nourriture), mais elles ne présentent pas uniformément la même importance. Dans le cas des acarocécidies, des hémiptérocécidies et des tenthrédinocécidies l'hypertrophie cellulaire, souvent assez réduite, porte surtout sur le cytoplasme, peu ou pas sur le noyau qui se caractérise surtout par une auréole périnucléaire plus marquée que la normale. Chez les diptérocécidies le noyau également est hypertrophié grâce à une synthèse intranucléaire de chromatine non suivie de divisions. De vraies anomalies nucléaires ne sont signalées que dans les grandes cellules de galles de *Cynipidae*, où le noyau très hypertrophié (dans ce cas davantage que le cytoplasme) présente parfois des aspects pseudo-télophasiques (avec des bandes chromosomiques haploïdes, diploïdes ou tétraploïdes), chez les nématocécidies où l'on constate souvent une polyploïdie élevée des noyaux, les galles bactériennes à *Phytomonas* où l'on a décrit des divisions anormales de stathmocinèse (analogues à celles obtenues par la colchicine) et des cas de polyploïdie.

Ces observations caractérisent dans l'ensemble une activité cellulaire intense. Si les résultats concernant l'appréciation des courants respiratoires et de l'activité enzymatique sont variables, on note cependant un développement de l'action oxydase (NEWCOMB 1951) et surtout de l'ascorbioxydase et de la tyrosinase ; les formes solubles de molécules azotées augmentent (ainsi l'acide aspartique par rapport à l'acide glutamique). Les concentrations en amylase et phosphatase acide sont également supérieures à la normale ; dans les tissus nourriciers internes il y a une mobilisation des glucides complexes transformés en sucres métabolisables, alors que l'on note souvent une amylosynthèse dans les tissus externes. Des substances spéciales comme des tannins (d'ailleurs assez rares) et divers lipides apparaissent à la suite de processus métaboliques particuliers (les tannins se forment peu avant la lignification de certaines galles ; les lipides sont le résultat d'une hyperactivation cellulaire ou de phénomènes nécrobiotiques de lipophanérose).

Les principaux caractères cytologiques et biochimiques cités ci-dessus apparaissent précocement, parfois avant la mitoses hyperplasiantes (ou en leur absence). On observe cependant un retour plus ou moins complet à une organisation normale si l'action cécidogène est interrompue. L'intensité des transformations varie par ailleurs sur la même galle depuis les régions situées près du parasite, vers l'extérieur de la galle. Il se produit de la sorte une intégration de structure et de fonctionnement à l'ensemble de l'organisme animal.

Modalités de la cécidogenèse

La formation cécidienne est le résultat de divers processus agissant isolément ou ensemble, de façon simultanée ou successive. Les plus importants sont les suivants :

- Réactions hypertrophiques et hyperplasiques (réactions générales).
- Phénomènes d'inhibition, soit inhibition de croissance simple (comme celle agissant sur les nervures foliaires à la suite de l'action de pucerons et provoquant le froncement du limbe de la feuille) ; ou inhibitions complexes, à actions successives (permettant, par exemple, l'obtention des galles en ananas dues à *Adelges abietis*) ; ou encore inhibition des corrélations de croissance (à l'origine de l'obtention de balais de sorcière lorsque la dominance par corrélation des bourgeons est levée) ; dans quelques cas particulier des inhibitions florales : la différenciation des boutons

floraux, atteints en général précocement par les réactions hypertrophiques, s'arrête plus ou moins alors que la croissance continue, les étamines et les carpelles avortent le plus souvent, mais non obligatoirement, cet avortement pouvant donc être considéré comme un résultat secondaire d'une inhibition générale (STREBLER, 1968).

— Adaptations corrélatives au fonctionnement de la galle, vascularisation spéciale et surtout formation de couches nourricières.

— Action organoïde et répercussion à distance, essentiellement lorsqu'un organe végétal important est atteint à l'état jeune et en plein fonctionnement.

— Lyse avec fonte cellulaire, à l'installation du parasite par exemple, ce phénomène pouvant remplacer éventuellement une nidification du parasite par hypertrophie comme c'est le cas pour certaines galles du Chêne.

Ces processus sont souvent imbriqués et difficilement séparables, notamment les trois premiers qui ont chacun plus ou moins d'importance dans la formation de toutes les galles bien que nous ne nous limitons essentiellement qu'à l'étude de l'hypertrophie, nous serons obligé de temps à autre de parler des autres phénomènes qui y sont liés.

Les phénomènes en général les plus visibles, et souvent les plus importants de la cécidogénèse sont l'hypertrophie et l'hyperplasie cellulaires. Ces augmentations de volume et ces multiplications cellulaires sont réalisées plus ou moins simultanément.

1. L'hypertrophie cellulaire n'est la seule cause de la formation d'une cécidie que chez les galles les plus rudimentaires, comme celle due au Rotifère *Proales werneckii* sur *Vaucheria* (une algue). Dans le cas général elle n'est plus que la seule à agir à une certaine distance du parasite où la multiplication cellulaire n'a plus lieu. L'hypertrophie suit souvent l'hyperplasie (ainsi dans les galles prosoplasmatiques dues à *Perrisia urticae*, MEYER, 1941), ou bien en constitue une action préliminaire (comme dans la galle due à *Phylloxera vastatrix*, MEYER, 1958). Une forme spéciale de l'augmentation du volume des cellules, différente de l'élongation classique, est décrite par GARRIGUES (1952) dans les galles de Nématodes : les cellules nourricières géantes de *Heterodera* sont dues à une hyperplasie préliminaire suivie de la fusion des cellules par résorption des parois.

2. L'hyperplasie cellulaire n'est pas nécessairement morphogène, car elle peut jouer simplement un rôle différenciateur préparatoire. Dans les cas les plus simples elle est obtenue par une excitation cambiale ou une prolifération interne du type d'un cal : elle provoque alors le simple gonflement d'un organe. Le cas le plus classique est celui d'une croissance en surface et plus ou moins en épaisseur, après une action en général localisée et superficielle, avec obtention d'une bourse renfermant l'animal ; des galles fermées elles-mêmes débutent souvent leur formation par la création d'une petite bourse obturée par la suite (comme la galle de *Mikiola fagi*).

L'organisation cécidogène et son intégration dans une organisation préexistante peut trouver son explication dans la notion de champ et de gradients morphogénétiques. La cécidogénèse obéit, nous l'avons dit, aux mêmes principes généraux que la morphogénèse normale. Cette dernière peut-être mise en relation avec l'existence de champs morphogénétiques : à partir de points à très forte activité (méristèmes ou assises cambiales), on note une activité qui décroît symétriquement dans toutes les directions et provoque un développement d'abord quantitatif, puis qualitatif décroissant par gradients, jusqu'à l'obtention éventuellement de gradients négatifs ou d'inhibitions (on a pu définir ainsi par exemple des gradients de division ou de diffé-

renciation cellulaires, de synthèse protéique ou de respiration etc.). Toute variation dans l'activité de morphogénèse (tel le développement d'un bourgeon latéral) met en jeu de nouveaux gradients, s'enchaînant au cours de la croissance et du développement normal de la plante dans un ordre défini, et permettant par la suite l'établissement des interrelations fonctionnelles propres au végétal. Il faut noter cependant que ces gradients ne sont pas fixés irréversiblement, du moins en ce qui concerne la différenciation cellulaire, et de nouvelles dominances peuvent agir sur eux (tels la concentration en un pôle d'acides aminés ou d'enzymes, la polyploïdie etc.) provoquant des changements de polarité et du métabolisme cellulaire.

C'est ainsi que peut intervenir le cécidozoaire qui affecte une cellule ou un groupe de cellules formant un nouveau centre d'excitation et de dominance, c'est-à-dire le sommet d'un nouveau gradient métabolique (comme la synthèse de protéines pour ce qui est de la division cellulaire), rayonnant autour du parasite (HOUARD, 1903 ; GARRIGUES, 1951). Le champ de gradients cécidogénétiques ainsi créé est la cause première de la formation d'un massif cellulaire cécidien (grâce à des divisions cellulaires par exemple, diminuant effectivement en nombre depuis ce centre vers des régions plus périphériques). Mais le volume, la taille et la forme finale de la galle, c'est-à-dire l'activité du gradient sont déterminés par divers facteurs :

d'une part l'intensité d'activité du centre (de la multiplication cellulaire par exemple) qui pourrait être liée à la diffusion de la substance cécidogène ;

l'activité plus ou moins réduite des champs morphogénétiques normaux de la plante agissant en sens contraire et se neutralisant normalement à une certaine distance du centre cécidogénétique (comme l'action réciproque de deux méristèmes), mais pouvant aller jusqu'à la résistance à l'induction de la cécidogénèse ;

l'état de différenciation des tissus (une cellule épidermique se divisera moins qu'une cellule parenchymateuse, une galle sur une feuille sera asymétrique par rapport aux deux faces de la feuille grâce à l'hétérogénéité du limbe) ;

la polarité cellulaire (morphologique ou physiologique) et la polarité des tissus (par exemple polarité medulla cortex) ;

le fonctionnement des cellules et des tissus, et surtout la différenciation de leur métabolisme et de leur fonction organique ;

des activités spéciales du centre (souvent à une certaine distance de celui-ci), ou résultant de l'action simultanée de divers gradients, tels que des inhibitions de la croissance ou de la différenciation sexuelle etc ;

la position du cécidozoaire sur la plante qui lui permettra d'agir sur divers tissus répondant plus ou moins spécifiquement aux sollicitations des substances cécidogènes qu'il émet ; et aussi ses déplacements pour la prise de nourriture provoquant une action dirigée, réalisant une série de gradients, souvent symétriques par rapport au point de nidification, à l'origine (selon BOYSEN-JENSEN) de la forme typique d'une galle, qui se sépare nettement par ce caractère d'une tumeur ;

le développement du cécidozoaire, dont l'activité et la substance cécidogène qu'il émet peuvent varier en quantité ou en qualité ;

l'existence de centres cécidogénétiques concurrents, pouvant provoquer la formation de galles multiloculaires complexes.

La résultante de ces divers facteurs sera une galle spécifique de la plante attaquée d'une part, du cécidozoaire d'autre part. L'énumération d'un certain nombre de ces facteurs, les uns liés au végétal, les autres à l'animal, permet de comprendre

que c'est l'association de l'animal et du végétal qui détermine la forme spécifique de la galle, et non l'un ou l'autre de ces derniers.

L'étude de la galle due à la Cécidomyie des fleurs de la Luzerne (STREBLER, 1968) a permis de constater que le diamètre de la galle était lié au nombre de larves qu'elle contient, c'est-à-dire en définitive aux quantums de substances inductrices appliquées. La longueur de son côté représente surtout la potentialité d'une fleur à former plus ou moins de tissus hypertrophiés ; elle conditionne de ce fait le nombre maximum de larves que peut nourrir une galle, et la limite inférieure du nombre de larves nécessaires à sa formation.

Nous avons vérifié par ailleurs que le volume des galles est étroitement lié aux conditions de végétation : en effet des plantes robustes et chétives, produisant respectivement des galles de grande et de petite taille, lorsqu'elles sont repiquées au même endroit, produisent des galles de mêmes dimensions. De même une variation expérimentale des conditions de végétation (par arrosages et fertilisation) amène une augmentation très nette du volume des galles par rapport au témoin. Enfin la galle, en revanche, n'est pas sans influencer elle-même la plante. Nous avons en effet pu contrôler que la présence de galles sur inflorescence diminue sensiblement le poids des gousses voisines ; ces différences sont particulièrement marquées en année humide, mais s'annulent en année sèche, lorsque les possibilités du milieu extérieur à fournir l'eau sont réduites à un minimum, aussi bien pour les fleurs que pour les galles.

Ces observations concourent à la même conclusion : l'animal et le végétal agissent de concert pour former une galle spécifique dans le cadre de leurs potentialités intrinsèques et extrinsèques propres et habituelles de développement.

III. — PROCESSUS CÉCIDOGÈNES

L'organisation de la galle et les modalités de sa formation étant largement esquissées, il nous faut aborder à présent la recherche des causes de la cécidogenèse, c'est-à-dire de la cause qui est à l'origine de la création d'un champ morphogénétique nouveau et inhabituel. Cette cause doit de toute évidence être recherchée du côté du cécidozoaire qui, par sa présence ou son activité, détermine la formation de la galle.

Action mécanique

L'action de nombreux cécidozoaires débute par des lésions nutritives (chez les formes broyeuses ou piqueuses), des orifices de pénétration pratiqués par les larves ou des blessures effectuées lors de la ponte grâce aux tarières. Mais de nombreux essais ont montré qu'une lésion mécanique isolée est inefficace et ne provoque pas d'excitation métabolique et mitotique génératrice d'une cécidie.

Il faut cependant noter qu'il a pu être obtenu des épaississements localisés de tissus par une succession rythmée de piqûres (ROSE, 1939, 1941). Mais cette action mécanique seule (qui n'est d'ailleurs pas générale pour toutes les galles) ne peut être la cause d'un développement cécidien précis. Il est par contre fort possible qu'elle facilite ou prépare la réception d'autres facteurs cécidogènes : DUFRENOY (1948)

a montré en effet que l'acide traumatique, formé au niveau des blessures, ajouté à l'ANA renforçait l'action de ce dernier.

Action chimique

Depuis MALPIGHI (18^e siècle) il est admis généralement que la principale cause de la cécidogénèse est à rechercher parmi les sécrétions et excréments du parasite. Mais ni le problème de l'origine, et moins encore celui de l'identification de ces substances actives n'est actuellement résolu. Il nous faudra donc énumérer les observations et solutions proposées.

1. En ce qui concerne l'origine des substances cécidogènes, il faut citer les expériences anciennes de MOLLIARD (1917) qui, grâce à des injections de larves broyées provoquent dans les tissus placentaires de *Papaver rheas*, la formation de zones hypertrophiées. NOLTE (1954) et LEATHERDALE (1955) obtiennent, grâce à des broyats de larves également des effets cécidogènes nets, mais modestes sur des végétaux. KLOFT (1950) précise qu'avec des extraits à concentrations variables ou provenant de divers Insectes galligères, il est possible d'obtenir une action positive ou au contraire un effet inhibiteur.

Des essais plus précis ont montré une action nulle des tubes de Malpighi. (STREBLER, 1968). Mais NOLTE (1954) et WEIDNER (1957) signalent une concentration notable de substances cécidogènes ingérées avec les aliments et rejetées avec les excréments. Une étude du transfert digestif d'AIA et de Gibberelline chez divers Insectes a montré qu'une partie seulement de ces substances était rejetée avec les excréments ; une autre est retrouvée dans leur milieu intérieur (STREBLER, non publié).

La plupart des auteurs se sont arrêtés à l'action de substances émises par l'orifice buccal ANDERS (1958, 1961) étudiant l'activité cécidogénétique des acides aminés, suppose qu'une simple régurgitation de ces substances, (non issues des glandes salivaires) est à l'origine de la formation des galles. Des essais assez nombreux mentionnent au contraire une action positive des glandes salivaires (PARR, 1939 ; 1940 ; PLUMP, 1953 STREBLER, 1968), permettant l'obtention d'une morphogénèse semblable à celle des galles, bien que partielle. BOYSEN-JENSEN (1948) précise que l'action cécidogène est liée à la salive émise (et non aux tissus ou aux moyens mécaniques d'introduction) : il obtient des tissus hypertrophiés en forme de galle en obligeant des larves à transmettre les excréments salivaires au travers d'une couche de lanoline. LEWIS et WALTON (1958) ont montré que le puceron galligère *Hamamelis* procédait de deux façons différentes selon qu'il agissait par des piqûres alimentaires (piqûre prolongée de « feeding ») ou procédait à des injections de substances morphogènes (piqûre brève de « stinging »). Certains auteurs, qui ne contestent pas l'origine salivaire des substances morphogènes, mettent cependant leur activité en rapport avec des micro-organismes symbiotiques du mycétome des plantes (HARACSI, 1938 ; PLUMB, 1953).

2. Le problème délicat de l'identification de la substance cécidogène a donné lieu à de nombreux travaux et à des hypothèses variées.

— L'effet d'une substance hormonale végétale est le plus anciennement étudié et souvent admis. La présence d'une hétéroauxine cécidogène a été démontrée surtout chez les Aphides : LINK, EGGERS et MOULTON sur test avoine (1940), NYSTERAKIS (1946, 1948) sur coléoptite et vrilie. DEMETRIADES (1953) a montré qu'effectivement la culture de tissus de galles demandait un apport appréciable d'AIA. NYSTERAKIS

a réussi à obtenir des galles semblables à celles du *Phylloxera* de la Vigne par application d'AIA. GODAN (1955) de son côté note des effets inhibiteurs ou hypertrophiants par l'action d'hormones à différentes concentrations sur les galles ; l'utilisation d'inhibiteurs spécifiques des auxines, telle la coumarine, lui a permis d'obtenir des arrêts de croissance.

Cependant l'origine d'une hyperauxinie créatrice de la galle peut être recherchée, non seulement dans une émission directe par l'animal, mais encore dans l'excrétion de stimulants d'élaboration (NOLTE, 1954). Ceci nous amène aux observations de JACQUIOT (1950), JACQUIOT et GOUVERNEL (1954), GUILLEMAIN (1954) qui notent l'action de substances non auxiniques variées sur le complexe hormonal végétal. Nos divers tests, Champignon, *Pisum*, *Avena* (STREBLER, 1968) indiquent la présence d'une substance active dans les glandes salivaires ; mais nous avons pu observer que les réactions enregistrées se rapprochent davantage des inducteurs ou synergistes d'auxines, apparentés peut-être aux Gibberellines, que d'auxines vraies. Dans le cadre de l'hypothèse d'une action auxinique, la tendance actuelle retient l'intervention d'éléments stimulants variés plus qu'un apport spécifique d'hormone végétale qui n'est souvent présente qu'en très petites quantités, ou encore en quantités plus importantes (non soumises à une mobilisation utilisatrice) sur l'organe sain, non hypertrophié. (STREBLER, 1968).

— Les observations de HILDEBRANDT (1958), PELET, HILDEBRANDT, RIKKER, SKOOG (1960) montrent cependant que les besoins de tissus normaux et cécidiens en AIA sont semblables, ce qui semble en contradiction avec ce qui précède et vient à l'appui des hypothèses de l'intervention de molécules protidiques plus ou moins complexes.

De nombreux enzymes, trouvés dans les glandes salivaires, parfois dans les tubes de Malgighi, sont souvent rendus responsables de l'hypertrophie cécidienne. BECK (1954) pense à une action enzymatique sur le fonctionnement physiologique des méristèmes ou sur une libération d'AIA. TURIAN (1957) opposé à l'idée d'une injection d'enzyme propose une modification de l'équilibre enzymatique par action de substances salivaires.

TAYLOR (1949) attribue l'action cécidogène à l'émission d'acide ribonucléique par les glandes salivaires, riches en cette substance tout comme les cellules de la galle. (Leur teneur en acides nucléiques est cependant inférieure à celle des méristèmes).

ANDERS (1956 à 1963) étudie diverses substances mitoclasiques composées essentiellement de mélanges convenables d'acides aminés ; il obtient par application localisée des structures enveloppantes grâce aux inhibitions déclenchées au contact direct de la substance concentrée. Cet auteur note la présence, dans la salive de *Phylloxera*, de quantités importantes de lysine, histidine et tryptophane entre autre, ces acides aminés étant des polyplœidogènes.

— Il faut noter enfin les observations encore isolées de LEWIS et WALTON (1947, 1958) : ils ont observé l'injection à la plante par un Aphide (*Hormaphis hamamelidis*) de granules Feulgen positifs, particules figurées issues des tissus animaux. Ces particules ont été trouvées chez les pucerons aussi bien dans le cytoplasme cellulaire que dans le noyau ou les espaces intercellulaires.

La difficulté principale dans l'étude des causes de la cécidogénèse réside dans l'impossibilité de séparer, avec les moyens d'investigation que nous possédons actuellement, les causes et les effets de l'action cécidogène. Il est donc intéressant d'étudier,

de la façon la plus complète possible, les enchaînements des réactions qui président à la formation des tissus hypertrophiés en essayant de remonter le plus loin possible vers les origines et le déclenchement de la chaîne réactionnelle.

Réactions de morphogenèse

Ces réactions pourront, parallèlement à l'énumération des agents chimiques de la cécidogenèse, être divisées en deux grands groupes : réactions auxiniques et réactions enzymatiques (dues à des molécules protidiques). Mais nous verrons qu'une telle séparation, dans une étude dynamique des interrelations réactionnelles, est artificielle.

1. Les auxines végétales sont des substances bien connues pour provoquer l'élongation des cellules. Elles agissent le plus souvent comme l'acide beta-indol-acétique. Leur intervention inopinée, en des endroits encore assez jeunes, c'est-à-dire physiologiquement labiles de la plante, pourrait donc provoquer des réactions contribuant à la formation d'une galle.

Mais l'activité de ces substances est subordonnée à de nombreux facteurs, qui, amenés artificiellement, pourront provoquer une réactivation suffisante de l'auxine pour permettre une morphogenèse cécidogène :

— La bioinactivation enzymatique de l'auxine est de nature oxydasique ; elle se fait par un système photolabile (flavo-protéique). La photo-inactivation de son côté provoque la combinaison oxydative de l'auxine avec un photorécepteur (beta-carotène, riboflavine) activé par la lumière. Supprimer ou simplement faire varier la concentration d'un agent d'inactivation, c'est concentrer l'auxine et promouvoir ou prolonger son action. TURIAN (1958) échafaude la théorie de la paralysie de l'auxine oxydase après une action intense d'une catalase amenée par l'Insecte à laquelle succéderait un accroissement de l'action auxinique. Divers Champignons seraient, par ailleurs, capables de provoquer la formation d'un système antioxydasique, et en conséquence l'accumulation d'auxines ; cette idée est transposée à la cécidogenèse par HARACSI (1938) et PLUMB (1953) qui attribuent à des résultantes de l'action de la salive injectée sur les microorganismes symbiotiques du mycétome une action cécidogène.

— Les auxines sont, d'autre part, soumises naturellement à divers antagonistes (la coumarine, l'acide parascorbique) qui pourraient être bloqués. Des synergistes (acide 1-2-3-triiodo-benzoïque ou TIBA anglo-saxon, des vitamines comme l'acide ascorbique et l'acide pantothénique, des hémi-auxines qui bloquent les radicaux du substrat sur lesquelles l'auxine est inactive, des acides aminés comme l'arginine, la glycine, l'asparagine, la valine, cette dernière citée par ANDERS parmi les cécidogènes) apportés par la salive provoqueraient, eux aussi, un accroissement de l'action auxinique. Une place de choix parmi les synergistes doit être accordée aux Gibberellines connues pour inhiber l'auxine-oxydase (PILET, GALSTON), pour agir sur les jeunes tissus, sans doute par l'intermédiaire d'hormones d'organisation ou calines activées (STOWE, YAMAKI), pour perturber les mitoses et le métabolisme ; des substances agissant sur la mue, similaires aux Gibberellines, ont été trouvées dans le corps de divers Insectes.

— Et au niveau de la formation des auxines, également, l'apport de précurseurs ou encore d'enzymes de synthèse permettrait une action auxinique nouvelle. Il est intéressant de citer la biosynthèse de l'AIA à partir du tryptophane (fig 2),

dont l'importance dans la cécidogenèse est rapportée par plusieurs auteurs : KRUSBERG (1963) trouve du tryptophane libre dans des tumeurs de racines attaquées par *Ditylenchus-dispsaci*. MOUTAIN et ANDERS émettent l'hypothèse d'une protéolyse enzymatique permettant la formation d'acides aminés dont le tryptophane. Ce dernier permet aux deux types d'hypothèses de l'origine de la cécidogenèse (auxines ou action enzymatique protidique) de se rejoindre.

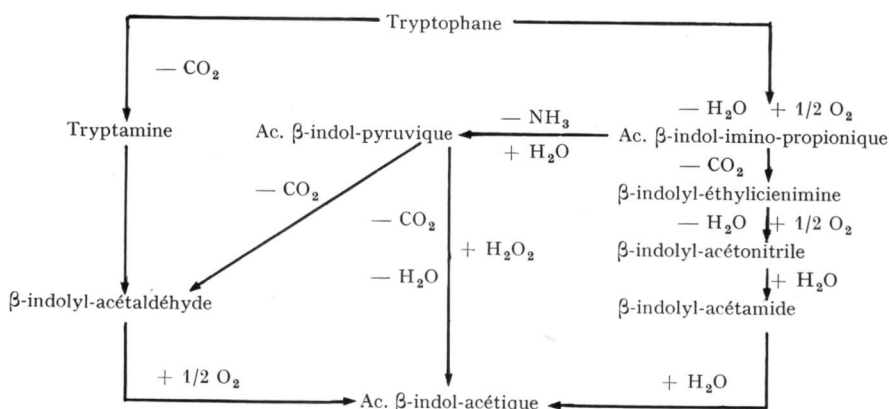


FIG. 2. — Cycle de synthèse de l'AIA à partir du tryptophane (d'après PILET)

— La complexité de la question d'une intervention auxinique est encore accrue lorsqu'on prend en considération les effets de cette substance sur les propriétés cellulaires (sur l'absorption d'eau, la valeur osmotique, la fluidité cytoplasmique, l'activité enzymatique, la libération de phosphates énergétiques, la structure membranaire, l'élongation) (fig. 3) : Des actions similaires, résultant de causes différentes, pour-

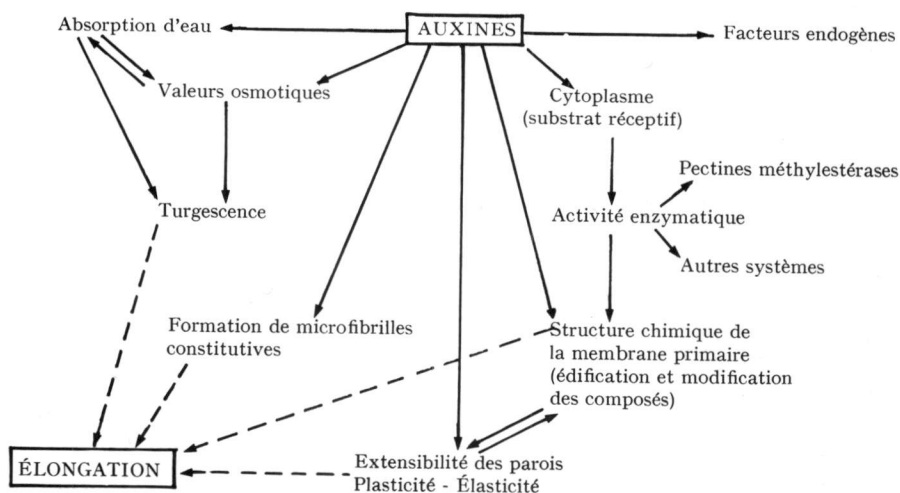


FIG. 3. — Action des auxines (d'après PILET)

raient en effet à leur tour agir sur l'activité de l'hormone. C'est ainsi que BECK (1946) parle d'une activation du système enzymatique et du maintien, en conséquence, d'un état très hydrolysé et d'un pH élevé, conditions qui permettraient de prolonger la physiologie méristématique ou de libérer par hydrolyse de l'AIA.

Dans ce cadre, des essais de détermination de pression osmotique cellulaire (par la méthode cryométrique STREBLER, 1968) ont permis de constater que cette dernière était, pour des stades successifs correspondants, plus faible dans les cellules de la galle que dans celles de la fleur de Luzerne ; en raison de la turgescence des cellules hypertrophiées on pouvait s'attendre à des résultats opposés (WARTENBERG, 1952). Considérant que la pression de succion peut être définie comme étant la résultante de l'appel d'eau dû à la pression osmotique et surtout vacuolaire d'une part, et de la pression de membrane qui empêche une augmentation illimitée de volume de la cellule d'autre part, on peut penser que cette pression de succion limite en fait la pénétration de l'eau ; l'une de ses manifestations visibles est la turgescence des cellules. Or, pour nos cellules très turgescentes, la pression osmotique est plus faible que pour des cellules normales. Ce paradoxe peut s'expliquer si l'on se reporte à une autre constatation ; l'élongation cellulaire s'accompagne dans un premier temps d'une diminution notable du poids sec. On peut donc émettre l'hypothèse d'un amincissement de la paroi cellulaire lors de l'élongation de la cellule. Dans ce cas l'entrée de l'eau serait facilitée et la turgescence augmenterait dans des cellules dont les parois fines paraîtraient fortement saillantes ; autre conséquence, la pression osmotique sera assez faible car les sucs cellulaires seront dilués par cette entrée d'eau. Il est nécessaire de considérer ici la notion de pression osmotique comme une notion dynamique et non pas lui attribuer une valeur constante ou ponctuelle, étant donné que les contenus cellulaires évoluent rapidement. Une augmentation momentanée de la pression osmotique pourra être rapidement compensée et annulée par l'appel de l'eau, grâce à la finesse des parois des cellules (dans le cas évidemment où cette eau est disponible). Il est bien évident que ces variations dynamiques de pression osmotique, de poids sec et de densité cytoplasmique, d'épaisseur des membranes, si elles ne sont pas directement liées à l'action cécidogène, du moins interfèrent-elles fortement avec l'activité des hormones végétales.

Il est, en résumé, très probable que l'auxine intervienne durant la formation de la galle. C'est d'ailleurs ce que laissent supposer les analogies, remarquées depuis fort longtemps, entre les phénomènes de cécidogenèse et de formation des fruits, ces derniers connus pour être soumis à l'action de l'auxine. Mais nous ne saurons préciser si l'auxine est amenée directement ou activée sur place par l'une des nombreuses manières de bousculer l'équilibre dynamique de l'usine biochimique végétale. Et dans les diverses possibilités d'activation il faut inclure le second groupe de substances actives, les enzymes, les acides nucléiques, les acides aminés, ce qui ne simplifie pas le problème.

2. A côté des auxines, agents d'élongation, d'autres substances agissent sur la morphogenèse et surtout sur la multiplication cellulaire : ce sont les kinétines, substances apparentées aux acides nucléiques, cités par divers auteurs parmi les agents cécidogènes ; ces substances agissent d'ailleurs en général de concert avec les auxines, tantôt activant les mitoses (et parfois à l'origine de la polyploïdie), tantôt antagonistes.

ANDERS a étudié l'effet hypertrophiant et morphogène des acides aminés. Certains acides aminés provoqueraient la polyploïdisation (par contrôle de l'endomi-

tose et inhibition du fuseau mitotique), une autoreproduction accélérée du matériel chromatique, ensuite secondairement des subdivisions. Selon la nature des acides aminés dans le mélange actif et leur concentration réciproque il pourrait y avoir hypertrophie ou inhibition de croissance, c'est-à-dire obtention d'une forme typique de galle : l'histidine provoque en effet une enflure typique, la lysine un allongement longitudinal etc.

3. L'action virale mentionnée par LEWIS et WALTON, observation intéressante mais unique dans son genre, donnerait à la cécidogénèse une origine toute différente : ce ne serait plus une modification intervenant au niveau de la physiologie de la croissance, mais une action à un niveau plus élevé, celui de la catalyse des acides nucléiques. Les deux chercheurs considèrent en effet que le virus présente sur la plante une phase normalement inerte, mais au contraire une phase de multiplication chez l'animal. Cette dernière, accompagnée d'une hétérocatalyse intense d'ARN, provoquerait, après le retour sur le végétal, la cécidogénèse.

En l'absence de galles typiques formées expérimentalement par des inductions connues et délimitées avec précision, il n'est pas possible de démêler dans tout cet écheveau d'actions possibles l'origine exacte de la cécidogénèse qui reste, dans l'état actuel de nos connaissances, un problème insoluble. L'action stimulante chimique est cependant universellement reconnue. MARESQUELLE et MEYER (1965) notent que, compte tenu des résultats expérimentaux peu diversifiés encore dans certains domaines, il y aurait aujourd'hui tendance à rechercher la cause de la cécidogénèse dans un ou plusieurs éléments d'un complexe régissant l'activité des auxines.

4. *Comparaison de la cécidie avec un cancer animal.* Les cécidies, et plus particulièrement des tumeurs bactériennes ne sont pas sans présenter quelques ressemblances extérieures avec des tissus cancéreux animaux, et plus particulièrement leur aspect de massifs cellulaires hypertrophiés. Dans les deux cas il se produit une multiplication cellulaire inhabituelle et on observe souvent des mitoses anormales ainsi que de la polyploïdie ; une agressivité plus faible de ces formations sur les plantes s'explique par la structure cloisonnée de ces organismes par opposition au milieu intérieur continu de l'animal.

Mais il existe une différence essentielle dans la formation de ces deux types de tissus : une cécidie est formée de cellules voisines hypertrophiées dans les limites du champ cécidogénétique, le facteur d'induction passant d'un centre vers les cellules voisines ; son effet s'épuise plus ou moins rapidement de sorte qu'il est limité dans l'espace ; les figures amitotiques sont assez limitées, peu profondes, surtout vers les tissus périphériques. Un cancer animal, au contraire, est constitué d'un massif de cellules filles, descendance directe d'une cellule mutée ayant acquis par là même un pouvoir mitotique exacerbé, à l'origine souvent de multiplications amitotiques très déviées ; contrairement aux tissus cécidien, le détachement et le transport de cellules à l'intérieur de l'organisme provoque des métastases nouvelles, au départ de ces cellules filles qui possèdent, comme le mutant initial, le caractère anormal de synthèse des substances cellulaires, lié à la division ; ceci explique d'ailleurs, caractère propre encore aux cancers animaux, que les tissus sains environnants sont détruits, puisqu'ils doivent livrer souvent les matériaux nécessaires à cette synthèse. Au contraire, l'hypertrophie cécidienne, qui porte d'ailleurs autant, sinon plus sur l'élongation cellulaire que sur la multiplication, se fait dans les limites des possibilités physiologiques des cellules et tissus végétaux.

Le cancer animal, pour résumer, est une anomalie de multiplication qui a une origine génétique, la cécidie une déviation du fonctionnement physiologique du végétal.

CONCLUSIONS

L'hypothèse d'une action auxinique directe par la salive de l'Insecte semble devoir être éliminée : en effet l'auxine est constamment présente, dans le cas des galles de fleurs de Luzerne que nous avons étudié (STREBLER, 1968), même et surtout dans les fleurs non hypertrophiées ; les tests donnent au surplus des réactions plus importantes pour les extraits végétaux que pour les broyats salivaires. Les quantités de matière active décelées dans les glandes salivaires (la salive ne pouvant elle-même être émise qu'en quantités relativement faibles vu le volume très réduit des glandes de jeunes larves) ne sauraient correspondre aux quantités nécessaires à la multiplication et à l'hypertrophie des cellules ; la réponse aux tests, nette mais limitée dans l'espace (obtenue pour des broyats de très nombreuses larves ou glandes) et dans le temps (redressement des coléoptiles) n'est pas non plus caractéristique d'une auxine végétale vraie du type AIA. Elle rappelle bien plus une activation ou synergie auxinique ce qui expliquerait également la diminution des réserves d'auxines dans les galles par rapport aux fleurs.

A l'appui de l'hypothèse de l'émission d'un activateur auxinique avec la salive, certains résultats laissent entrevoir une action non seulement limitée, mais aussi variable dans le temps : il est en effet possible que des larves à divers stades agissent par la même substance d'origine salivaire plus ou moins active (cette variation d'activité a été contrôlée, STREBLER, 1968) : cette dernière pourrait provoquer l'apport et la synthèse de métabolites et de constituants cellulaires suffisants pour obtenir plus ou moins successivement, la multiplication cellulaire, puis l'hypertrophie et enfin simplement un afflux encore quelque peu supérieur à la normale de métabolites. Il nous semble intéressant de noter que certaines glandes salivaires sécrétrices du principe actif, et qui se caractérisent par le gigantisme des cellules ainsi que par la présence de chromosomes individualisés, polytènes et polyploïdiques paraissent avoir subi en premier lieu une action semblable à celle de la cécidogenèse.

Nous opposerons à l'hypothèse d'une action virale, c'est-à-dire d'une action à un niveau très élevé de la synthèse des protéines enzymatiques, qu'un résultat aussi précis dans ses effets terminaux que l'est la galle est difficilement imaginable : des processus aussi complexes que la multiplication et l'élongation des cellules, nécessitant une activité métabolique très diversifiée (appel de constituants de base, de substances énergétiques, de nombreux enzymes effecteurs, etc.), ne sauraient dépendre d'une seule direction de synthèse enzymatique ; mais ils résultent obligatoirement d'un ensemble de facteurs initiaux à action plus ou moins liée, coordonnée et contrôlée, qui auront en outre, du moins en partie, à remplir d'autres rôles ; une action à ce niveau, aurait en conséquences de fortes chances de provoquer des désordres bien plus importants que la seule hypertrophie cécidienne de zoocécidies classiques.

En l'absence d'expériences concluantes qui auraient permis la production arti-

ficielle de galles par l'effet de substances précises connues, l'hypothèse la plus plausible est celle de l'intervention d'un activateur auxinique, émis par les glandes salivaires de l'Insecte cécidogène. Dans ce contexte nous pouvons donc reprendre en la modifiant la définition imagée de BOYSEN JENSEN qui écrivait en 1952, l'Insecte cécidogène intervient comme un maçon, agissant à coups d'auxine, de la façon suivante : le cécidozoaire dévie à son profit la construction, comme le ferait un maître d'œuvre nouveau, modifiant subitement l'activité normale de ses maçons.

Reçu pour publication en mars 1975.

SUMMARY

ZOOCECIDIUM FORMATION MECHANISMS

Zoocecidia are the result of morphoses, the formation of which is linked with the presence of a parasite. They take form in the growing plant tissues, sometimes from undifferentiated or dedifferentiated tissues. The gall tissues generally show histologic and cytologic peculiarities characteristic of over-functioning.

The formation processes depend on the normal functions of growth, but these functions are displaced in space and time. Cecidogenesis usually corresponds to a hypertrophy and hyperplasia in the radius of morphogenetic fields with gradients falling from a centre occupied by the animal ; in some cases inhibitions and organoid effects a distance away can also be observed, rarely lyses.

Amongst the cecidogenesis mechanisms, an initiation by the mechanical action of the insect can sometimes be observed. Most generally, a chemoinduction of maternal (at laying) buccal salivary or excrementary origin is implicated, the active factor of which could come into play at the level of hormonal plant substances or of the enzymatic systems of metabolism processes.

The classical animal cancers resulting from the multiplication of genetically differentiated daughter-cells are entirely different from the zoocecidia formed from neighbour-cells subjected to an exceptional morphogenetic field.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGEE H. R., HOLDAWAY F. G., 1963. The Morphology and Histology of Red Clover Florets Injured by the Clover Seed Midge, *Dasyneura Leguminicola* (Diptera : Cecidomyiidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **56**, 561-564.
- ANDERS F., 1958. Aminosäuren als gallenerregende Stoffe der Reblaus. *Experientia*, **14**, 62-67.
- ANDERS F., 1960. Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus *Viteus* (= *Phylloxera*) vitifolii Shimer. I. Untersuchungen an der Reblausgalle. II. Biologische Untersuchungen über das galleninduzierende Sekret der Reblaus. *Biol. Zbl.*, **79**, 47-58 et 679-700.
- ANDERS F., 1961. Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus *Viteus* (= *Phylloxera*) vitifolii SHIMER. III. Biochemische Untersuchungen über die galleninduzierende Agenz. *Biol. Zbl.*, **80**, 199-233.
- ANDERS F., DRAWERT F., KLINKE K., REUTER H., 1963. Genetische und biochemische Untersuchungen über die Bedeutung der Amino- und Nukleinsäuren im Ursachengefüge von Neoplasmen (Tumoren und Gallen). *Experientia*, **19**, 219-224.
- BECK E. G., 1954. The nature of the stimulus in the « Solidago » gall induced by the larva of *Gnorimoschema gallaesolidaginis*. *Brookhaven Symp., Biol.*, **6**, 235-251.
- BERTHELOT A., AMOUREUX G., 1938. Sur la formation d'AIA dans l'action de *Bacterium tumefaciens* sur le tryptophane. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **206**, 537-540.
- BOYSEN-JENSEN P. B., 1952. Untersuchungen über die Bildung der Galle von *Mikiola fagi*. *Dan. Biol. Medd.*, **18** (18), 1-19.
- CARLISLE D. B., OSBORNE D. I., ELLIS P. E., MOOTHOUSE J. E., 1963. Action de l'acide Gibberellique sur le développement larvaire de *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria*. *Nature*, **200**, 1230.

- DEMETRIADES S. D., 1953. Essais de culture, *in vitro*, des tissus des galles de *Salvia pomifera* L. *Ann. Inst. Phytopath.*, Benaki, **7**, 61-67.
- GARRIGUES R., 1951. *Recherches sur les Cécidies, le cancer et l'action des carbures cancérigènes sur les végétaux*. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Lyon 9 juin 1951, n° 184.
- GODAN D., 1955. Beitrag zur stofflichen Beeinflussung des Gallengewebes durch Gallmückenlarven. *Mitt. Dtsch. Ent. Ges.*, **14** (1), 8-11.
- HARACSI L., 1938. Contribution to the biology of plant lice. *Erdészeti Kisérletek, Sopron*, **40**, (14) 1-53.
- HERING M., 1951. Veränderungen in pflanzlichem Gewebe unter dem Einfluss minierender Insektenlarven. *Svensk. Bot. Tidsskr.*, **45**, 42-71.
- HILDEBRANDT A. C., 1958. Stimulation or inhibition of virus infected and insect-gall tissues and single-cell clones. *Proc. nat. Acad. Sci.*, **41**, 354-363.
- HOUDARD C., 1904 et 1913. *Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée*. I-III. Paris, 1904-1913, 1560 p.
- JACQUIOT C., 1950. Sur le déterminisme de la formation des tumeurs ligneuses observées chez les chênes attaqués par *Agrilus biguttatus* FBR (Coléopt. Buprestidae). *C. R. Acad. Sci.*, **231**, 1552-1554.
- JACQUIOT C., GOUVERNEL-GUILLEMAIN J., 1954. Action sur les tissus de pousses de Chênes de deux principes actifs extraits de la vermorelure des galeries d'*Agrilus biguttatus* F. *C. R. Acad. Sci.*, **288**, 924-926.
- KALDEWEY H., 1965. Wachstumregulatoren aus Pflanzengallen und Larven der Gallenbewohner. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **78** (12), 73-84.
- KLOFT W., 1951. Insekten steuern das Wachsen von Pflanzen. *Umschau*, **51**, 40-42.
- KLOFT W., 1956-1957. Untersuchungen über pflanzensaugende Insekten und Reaktionen des Wirtspflanzengewebes. *Ber. Physik. medizin. Ges. Würzburg.*, **68**, 64-72.
- KLOFT W., 1960. Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben. I und II. *Z. ang. Ent.*, **45**, 337-381, **46**, 42-70.
- KRUSBERG L. R., 1963. Réponses de l'hôte aux infections des Nématodes. *Ann. Rev. Phytopath.*, **1**, 219-239.
- KÜSTER E., 1953. Betrachtungen über die Entstehung der Pflanzengallen auf Grund Neuer Forschungen. *Forschg. Fortschr.* **27**, 8-11.
- LE BERRE J. R., RITTER M., 1960. Étude histologique de nématocécidies en microscopie de fluorescence. *Nematologica*, suppl. II, 1960, 144-148.
- LEWIS I. F., WALTON L., 1958. Gall formation an *Hamamelis virginiana* resulting from material injected by the aphid *Hormaphis hamamelidis*. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, **77**, 147-200.
- LIBERT E., WICHNER S., 1963. Tryptophanabbau zu Indoleessigsäure durch pflanzenbesiedelnde Mikroorganismen. *Naturwissenschaften*, **50**, 451 p.
- LINK G. K. K., EGGERS V., MOULTON J. E., 1940. Avena coleoptile assay of ether extracts of aphids and their host. *Bot. Gaz.*, **101**, 928-939.
- MCCALLA D. R., MARGARET K., GENTHE Q., HOVANITZ W., 1962. Chemical Nature of an Insect Gall Growth Factor. *Plant Physiol. Cont.*, **37**, 1.
- MANI M. S., 1964. *The ecology of plant galls*. Dr. W. Junk, the Hague, 1964, 434 p.
- MARESQUELLE H. J., 1937. Les processus fondamentaux de la cécidogénèse. *Ann. Sci. nat., Bot.*, série X, **19**, 379-392.
- MARESQUELLE H. J., MEYER J., 1965. Physiologie et morphogénèse des galles d'origine animale (zoocécidies). *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd 15/Teil 2, 280-325.
- MARESQUELLE H. J., SCHNELL R., 1936. Étude expérimentale des phases de l'action cécidogène dans une galle. *C. R. Acad. Sci.*, **203**, 270-272.
- MARGARA J., 1960. Recherche de substances du type Gibberelline chez plusieurs espèces du genre Beta. *Ann. Physiol. Vég.*, **4**, 281-293.
- MARR A. G., YOASH GAADIA, 1961. Rapid cryoscopic technique for measuring osmotic properties of drop size samples. *Plant Physiol.*, sept. 1961, 677.
- MEYER J., 1950. Gigantisme nucleolaire et cécidogénèse. *C. R. Acad. Sci.*, **231**, 1333-1335.
- MEYER J., 1952. Rapports entre l'évolution cytologique du tissu nourricier d'*Eriophyes macrorrhynchus* NAL. et la biologie de l'Acarien. *C. R. Acad. Sci.*, **235**, 1545-1547.
- MEYER J., 1954. Les étapes cécidogènes de *Neuroterus quercusbaccarum* LINN. ♀ ♂ et les relations entre le parasite et l'hôte dans les tout premiers stades. *C. R. Acad. Sci.*, **238**, 1922-1924.
- MEYER J., 1954. Sur quelques types de tissus nourriciers de cécidies d'Arthropodes et leur évolution. *C. R. Séances Rep. Comm. VIII^e Congr. int. Bot.*, Paris, **718**, 227-229.
- MEYER J., 1958. Cécidogénèse comparée. I. Les premiers cloisonnements cécidogènes de la galle inter-nodale de *Perrisia urticae* FERRIS sur *Urtica dioica* LINN., étude comparée avec le cas de la galle correspondante de la nervure. II. Morphogénèse comparée des galles de *Phylloxera vastatrix* PLANCH. sur feuilles, vrilles et tiges de vigne. *Marcellia*, **30**, 69-91.
- MOLLIARD M., 1913. Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gen. Bot.*, **25**, 225-252, 285-307, 341-370.
- MOLLIARD M., 1917. Production artificielle d'une galle. *C. R. Acad. Sci.*, **165**, 160-162.

- MOREL G., 1948. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. *Ann. Epiphyties Serie Pathol. vég.*, **14**, 112 p.
- MOUTAIN W. B., 1960. Mechanisms involved in plant nematode relationships. *Nematodology, Fundamentals and Recent advances*, 426-431.
- MURRAY M. A., WHITTING A. G., 1946. A comparison of histological responses of bean plants to tryptophane and to low concentrations of AIA. *Bot. Gaz.*, **108**, 74-100.
- NEWCOMB E. H., 1951. Comparative studies of metabolism in insect galls and normal tissues. in *Plant Growth substances*, ed. F. Skoog, 417-427.
- NOLTE H. W., 1952. Die Nematodenschäden und ihre Ursachen. *Dtsch. Landw.*, **3**, 531-534.
- NOLTE H. W., 1954. Untersuchungen über die stofflichen Grundlagen der Gallenbildung. *Verh. Dtsch. Ges. ang. Ent.*, 1952 Frankfurt a. M., **12**, 124-128.
- NOLTE H. W., 1954. Zur Frage der stofflichen Beeinflussung der Pflanzen bei Befall durch Schadinsekten. *Dtsch. Entomologentag Hamburg*, 139-146.
- NOLTE H., 1961. Die Wirt-Parasit-Beziehungen bei Gallmückenbefall. *Coll. Int. Hamburg*, 1961, **8**, (1), 685-687.
- NUORTEVA P., 1958. Die Rolle der Speichelsekrete im Wechselverhältnis zwischen Tier und Nahrungspflanze bei Homopteren und Heteropteren. *Entomol. exper. appl.*, **1**, 41-49.
- NUORTEVA P., LAUREMA S., 1961. Observations on the activity of salivary proteases and amylases in *Dolycoris baccarum* L. (Het. Pentatomidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, **27**, 93-97.
- NYSTERAKIS F., 1946. Nouvelle interprétation de la formation des Cécidies. *C. R. Acad. Sci.*, **222**, 1133-1134.
- NYSTERAKIS F., 1947. Zoocécidies et substances de croissance. *C. R. Soc. Biol.*, **141**, 1218-1219.
- NYSTERAKIS F., 1948. Influence des substances sécrétées par un Aphide sur le fonctionnement des assises génératrices du Prunier. *C. R. Soc. Biol.*, **142**, 1212-1214.
- NYSTERAKIS F., 1948. Nouvelles observations sur l'inhibition de la croissance des organes du Prunier attaqués par *Anuraphis helichrysi*. *C. R. Acad. Sci.*, **226**, 831-832.
- NYSTERAKIS F., 1948. Autres preuves sur la sécrétion d'auxines par certains insectes. Un nouveau test, très sensible pour le dosage des substances de croissance. *C. R. Acad. Sci.*, **226**, 1917-1919.
- NYSTERAKIS F., 1949. Sur la grande sensibilité du test « vrille » à l'hétéroauxine. *C. R. Acad. Sci.*, **229**, 527-529.
- PELET F., HILDEVANDT A. C., RIKER A. J., SKOGG E., 1960. Growth *in vitro* of tissues isolated from normal stems and insect galls. *Amer. J. Bot.*, **47**, 186-195.
- PILET P. E., 1961. *Les phytohormones de croissance*, Masson, Paris, 774 p.
- PLUMB G. H., 1953. The formation and development of the norway spruce gall caused by *Adelges abietis* L. *Bull. Conn. Agric. Exp. Stat. Newhaven*, **566**, 77 p.
- ROHFRITSCH O., 1970. *Développement cécidien et rôle du parasite dans quelques galles d'Arthropodes*. Thèse Doct. d'État, Univ. Strasbourg-Marcellia, **37** (4), p. 233-239.
- SCHÄLLER G., 1960. Untersuchungen über den Aminosäuregehalt des Speicheldrüsensekretes der Reblaus (*Viteus vitifoliae* SH.). *Entomol. exper. appl.*, **3**, 128-136.
- SCHÄLLER G., 1961. Aminosäuren im Speichel und Honigtau der grünen Apfelblattlaus *Aphis pomi* DEG. *Entomol. exper. appl.*, **4**, 73.
- SCHÄLLER G., 1962-1963. Untersuchungen über die Abhängigkeit der Gallenbildung und Nekrosereaktion vom physiologischen Zustand der Wirtspflanzen am Beispiel Rebe-Reblaus. *Phytopathol. Z.*, **46**, 269-275.
- SCHÄLLER G., 1963. Biochemische Rassentrennung bei der Reblaus (*Viteus vitifoliae* SHIMER) durch Speichelanalysen. *Zool. Jbl. Physiol.*, **70**, 278-283.
- SCHÄLLER G., 1963. Papierchromatographische Analyse der Aminosäuren und Amide des Speichels und Honigtaues von 10 Aphidenarten mit unterschiedlicher Phytopathogenität. *Zool. Jbl. Physiol.*, **70**, 399-406.
- SCHNETZLER J. C., 1963. La croissance hivernale de la galle de *Neuroterus quercus baccarum* ♀♀ (= *N. lenticularis* Orl.) et sa stimulation par l'hétéroauxine *Marcellia*, **31**, 1-34.
- SÖDING H., 1953. Gallenbildung. *Z. Bot.*, **41**, 384-386.
- STREBLER G., 1968. *Mécanismes de formation des zoocécidies. Cas particulier de la cécidogenèse sur Luzerne due à Contarinia medicaginis KIEFFER*. 2^e Thèse Doct. d'État, Fac. Sciences d'Orsay, 53 p.
- STREBLER G., 1971. Quelques aspects de la cécidogenèse dans le cas des galles des fleurs dues à *Contarinia medicaginis* KIEFFER. *Marcellia*, **37** (1-2), 3-46.
- TAYLOR S. H., 1949. Initiation and development of the gall of *Aulax glechomae* on *Nepeta hederacea*. *Americ. J. Bot.*, **36**, 222-230.
- THOMAS F., 1872. Zur Entstehung der Milbengallen und verwandte Pflanzenwüchse. *Bot. Ztg.*, **30**, 281-290.
- TURIAN G., 1958. Recherches anatomo-physiologiques sur les cécidies. *Rev. gén. Bot.*, **65**, 279-293.
- WARTENBERG H., 1952. Über Pflanzenphysiologischen Ursachen des Massenwechsels der Apfelblattlaus (*Eriosoma lanigerum* auf *Malus pumila*). *Mitt. Biol. Zentralanst. Forst u. Landw.*, **75**, 53-56.

- WARTENBERG H., 1953. Histologische Studien über Blatlausgallen, Blatlausabwehrnekrosen, Parenchymholzbinden und Markflecke bei Malus-Sorten. *Wiss. Z. Univ. Jena. Math. Naturwiss.*, **3**, 1953-1954, 409-430.
- WEIDNER H., 1957. Neuere Anschauungen über die Entstehung der Gallen durch die Einwirkung von Insekten. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, **64**, 287-309.
- WEIDNER H., 1957. Neuere Untersuchungen über die Ökologie der Zoocecidien und ihre wirtschaftliche Bedeutung. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz*, **64**, 87-93.
- WEIDNER H., 1960. Die Cynipidengallen des westlichen Norddeutschlands und ihre Bewohner. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen*, **35**, 447-548.
- WOLL E., 1954. Beiträge zum Differenzierungsproblem an Hand der Zytologie von Pflanzengallen. *Z. Bot.*, **42**, 1-29.
-

DESCRIPTION D'UNE PRODUCTION MASSIVE DE L'EUDÉMIS DE LA VIGNE SUR MILIEU ARTIFICIEL (*LOBESIA BOTRANA* SCHIFF, *LEPIDOPTERA TORTRICIDAE*)

Gilberte GUENNELON, F. D'ARCIER et J. TRINCAL
avec la collaboration technique de Marie-Louise CHASTELLIÈRE

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Une production massive d'Eudémis de la vigne a été réalisée pour permettre l'analyse et la synthèse de la phéromone sexuelle. La méthode d'élevage est décrite. Plusieurs milieux alimentaires sont préparés, contenant tous de la feuille de vigne et du raisin. Des techniques d'exécution rapide sont utilisées, concernant en particulier la récolte des papillons dans un éclosoir à plusieurs compartiments et l'auto-installation des larves dans le milieu. Au cours de huit mois d'expérience, un total de 283 500 papillons a été obtenu et un rythme moyen d'environ 2 400 par jour a été atteint en pleine production. Près de 63 000 chrysalides ont été sexées et expédiées pour les études biochimiques. Chaque Eudémis développé a utilisé une moyenne de 1,75 grammes de milieu. Le coût de l'aliment utilisé a pu être abaissé à 8 F pour 1 000 insectes produits.

Malgré un certain empirisme dans la conduite de l'élevage, malgré la faible importance de la souche d'origine et la présence d'une microsporidiose, les résultats obtenus sont satisfaisants et l'expérience intéressante dans plusieurs domaines.

Aucun élevage important de *Lobesia botrana* sur milieu artificiel n'a été décrit jusqu'ici, à notre connaissance. Trois alimentations différentes ont été composées successivement et des techniques ont été mises au point pour une production à petite échelle par MOREAU (1965), TZANAKAKIS et SAVOPOULOU (1973) et par nous-mêmes (GUENNELON *et al.*, 1970). Utilisant l'expérience que nous avons acquise pendant sept années d'élevage permanent de la Tordeuse, nous avons pu réaliser en 1974 une production plus massive de l'Eudémis, pendant une période de huit mois. L'opération a été motivée par une demande d'adultes destinés à l'étude de la phéromone sexuelle chez ce ravageur. La présente note est consacrée à la description de la méthode d'élevage massif utilisée.

I. — MÉTHODE ET MATÉRIEL UTILISÉS

La production destinée à l'étude de la phéromone sexuelle de l'Eudémis a été réalisée à partir d'une souche de *L. botrana* prélevée en 1966 dans les vignobles de la région d'Avignon et maintenue depuis cette époque en élevage de laboratoire de la Station à Zoologie de Montfavet, selon la méthode mise au point par GUENNELON *et al.* (1970). La population mise en élevage a toutefois subi quelques introductions d'insectes de la nature, au cours de plusieurs saisons d'été. Pendant les dernières années, diverses recherches ont été poursuivies pour tenter une production plus importante, en diminuant en particulier le coût du milieu artificiel et le temps de manipulation. Les améliorations obtenues et la demande exceptionnelle d'insectes formulée à la mi-octobre 1973 nous ont conduits à réaliser la présente expérience, qui s'est échelonnée sur huit mois, du 1^{er} novembre 1973 au 30 juin 1974.

Lorsque l'expérience a commencé en octobre 1973, la production quotidienne ne dépassait pas 70 à 100 papillons (fig. 13). Elle avait été freinée volontairement pendant l'été 1973 et la population en élevage était atteinte d'une microsporidiose à *Plistophora*, infectant tous les individus. Nous n'avons pas renouvelé la souche, les Eudémis de la nature étant également touchés par la maladie, et en forte proportion (LIPA, 1972, communication personnelle).

1. — Reproduction des adultes

L'élevage des papillons est effectué dans un local maintenu à 25-28°C et 70 p. 100 d'HR, recevant la lumière naturelle par une large baie vitrée du côté nord.

Prélevés tous les matins dans les boîtes de capture des éclosoirs, les papillons sont répartis dans des boîtes de ponte tronconiques en polystyrène transparent, mesurant 11,5 cm de diamètre à l'ouverture et 21 cm de hauteur, aérées par des fenêtres grillagées et contenant un abreuvoir d'eau sucrée à 5 p. 100 (fig. 1). Le nombre de papillons mis dans chaque boîte n'est pas compté ; il varie d'une vingtaine à deux centaines, selon la quantité dont on dispose et le niveau de production que l'on veut obtenir ; ces adultes ne sont pas sexés.

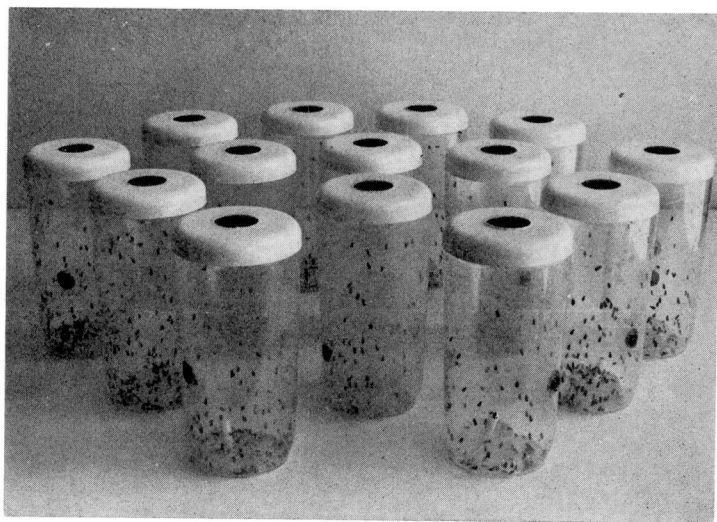


FIG. 1. — Boîtes de ponte

Les papillons restent immobiles pendant le jour et s'activent la nuit, principalement au crépuscule. Ils marchent sur les parois des boîtes, volent, s'accouplent et pondent sur le plastique. Chaque femelle dépose des œufs isolés ; cependant, on observe des groupes d'œufs juxtaposés (fig. 2), du fait que les papillons pondent souvent au même endroit sur la paroi de la boîte.

La ponte commence parfois dès la première soirée suivant l'émergence, mais le plus souvent à partir de la seconde soirée, et la majorité des œufs sont déposés la deuxième et la troisième nuits. Après un délai variant de 2 à 5 jours selon le nombre de papillons et le niveau de production à obtenir, les boîtes de ponte sont vidées et les adultes survivants regroupés dans des récipients propres. Il faut alors laver les boîtes de ponte à l'eau courante afin d'éliminer les écailles et déjections des papillons.

Après le nettoyage les œufs apparaissent nettement à travers le plastique, sous forme de lentilles jaunâtres d'environ 0,7 mm de diamètre. Il est possible d'observer à la loupe les étapes classiques de l'évolution embryonnaire des Tortricides, décrites chez d'autres espèces (GUENNELON, 1966), et de déterminer ainsi le délai avant l'éclosion. Cette dernière est annoncée par le noircissement de la capsule céphalique de la future chenille, à la fin du développement (fig. 2).

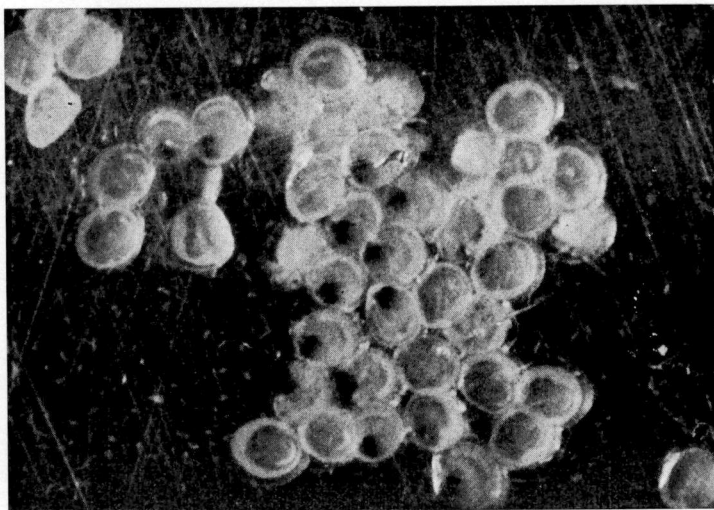


FIG. 2. — Œufs sur la paroi d'un pondoir, montrant les dernières phases de l'évolution embryonnaire.
Grossissement = environ 14

2. — Élevage des larves

a) Milieu artificiel.

Composition.

Plusieurs préparations alimentaires ont été employées au cours de la période de production considérée. Jusqu'en fin janvier 1974, nous avons utilisé la formule complexe mise au point par GUENNELON *et al.* (1970), qui s'était montrée la plus favorable à un rendement élevé en adultes et à une excellente conservation du milieu, dans de nombreux essais comparatifs préalables. Par la suite, les changements successifs ont été motivés par plusieurs facteurs. Il fallait simplifier le milieu pour en diminuer le prix de revient, l'augmentation considérable de l'agar venant aggraver les dépenses déjà élevées en protéolysat de caséine et en mélange vitaminé américain. Il importait par ailleurs de conserver la présence dans l'alimentation de substances provenant de la plante-hôte principale de l'Eudémis (feuille de vigne, grains de raisin, huile de pépins de raisin), afin d'éviter le risque de faire disparaître certains caractères naturels de l'insecte, en particulier ceux relatifs aux phénomènes d'attraction sexuelle. Enfin, il était indispensable que le nouvel aliment se conserve en parfait état.

Le milieu simple à la semoule de maïs et au germe de blé mis au point par POITOUT et BUES (1970) pour des *Noctuidae*, a servi de base aux formules utilisées à partir de fin janvier. Les principales modifications apportées à ce milieu ont été le remplacement d'un certain volume d'eau par du broyat de grains de raisin, ainsi que la substitution de poudre de feuille de vigne à une partie de la semoule de maïs. En même temps qu'ils assurent la présence de la plante-hôte, le raisin et la feuille de vigne améliorent la structure physique du milieu. En particulier, la feuille de vigne adsorbe de l'eau libre par sa bourre et sèche ainsi le milieu, qui se conserve mieux et devient plus favorable à l'installation des larves nouveau-nées, dont la taille est beaucoup plus

faible que celle des *Noctuidae*. La formule de POITOUT et BUES a été également modifiée pour les substances désinfectantes. Les quantités d'acide benzoïque et de nipagine ont été augmentées et deux antibiotiques ont été ajoutés : de l'auréomycine et de la fumagilline (Fumidil B des Établissements Abbott), ce dernier produit pour essayer de réduire l'infection par les microsporidies.

L'huile de pépins de raisin a été maintenue en raison de son action favorable éventuelle sur la formation des écailles des papillons (VANDERZANT *et al.*, 1957).

La composition du milieu simple le plus favorable est la suivante :

Eau	130	ml
Broyat de raisin	40	ml
Huile de pépins de raisin	0,40	ml
Agar	4	g
Feuille de vigne	20	g
Semoule de maïs	8	g
Germe de blé	7	g
Levure de bière	7,50	g
Acide ascorbique	1	g
Acide benzoïque	0,35	g
Nipagine	0,35	g
Auréomycine	0,05	g
Fumidil	0,01	g

Fabrication.

Nous préparons une quantité de 80 unités de milieu à la fois, soit environ 17 kg, dans une marmite en aluminium de 25 litres de capacité.

Plusieurs heures avant la confection proprement dite du milieu, les grappes de raisin sont sorties du congélateur, puis égrenées. Les grains dégelés sont broyés dans un mixeur Waring.

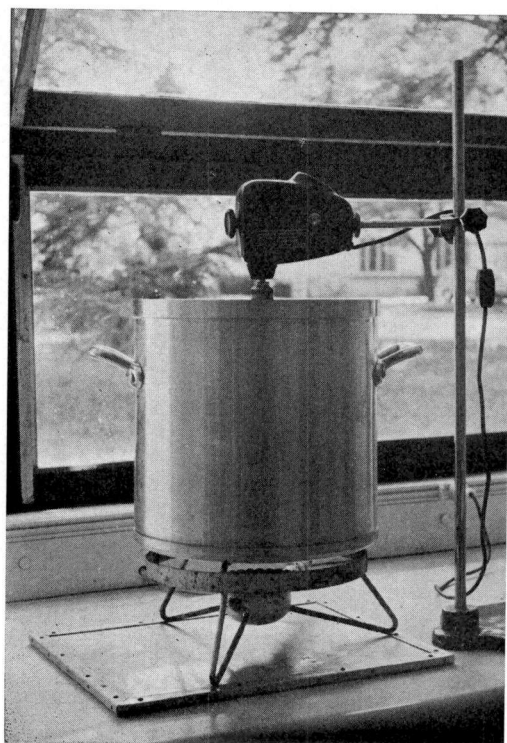


FIG. 3. — Préparation de la solution d'agar, avec un agitateur électrique

L'agar et l'eau sont chauffés jusqu'à 100°C ; un brassage avec un agitateur électrique à pales permet d'éviter les floculations (fig. 3). Après refroidissement de la solution d'agar jusque vers 65°C, on lui ajoute le broyat de raisin et les substances antimicrobiennes, et l'ensemble est homogénéisé à l'aide d'un mixeur plongeant de restaurant (mélangeur à soupe). Enfin, les poudres nutritives sont incorporées, de manière analogue (fig. 4).

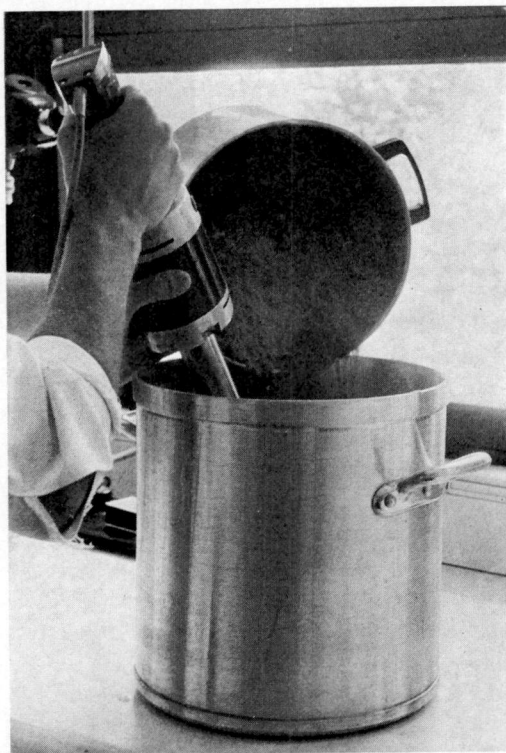


FIG. 4. — *Mélange des poudres nutritives et de la solution d'agar, avec un mixeur plongeant*

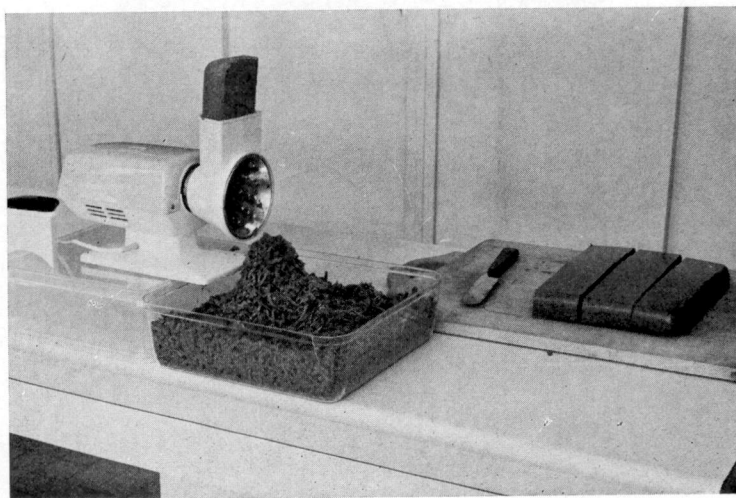


FIG. 5. — *Fragmentation du milieu artificiel*

Le milieu encore chaud est coulé dans des boîtes en plastique sur une épaisseur d'environ 3 cm. Il peut être conservé sans inconvénient pendant deux à trois semaines à 11°C.

Des travaux préliminaires ayant montré qu'un milieu morcelé et aéré convient mieux au développement des larves que s'il est compact, la préparation est hachée avant utilisation, par passage dans un hachoir électrique d'usage culinaire muni d'une râpe à gros trous (fig. 5). Le milieu ainsi fragmenté est réparti dans des boîtes en plastique mesurant 11,5 cm de diamètre et 3 cm de hauteur, à raison d'environ 60 à 80 grammes dans chacune.

b) Développement des larves.

L'élevage des larves est effectué dans une chambre climatisée fonctionnant avec une photopériode et une thermopériode. Le régime quotidien comporte 16 heures de lumière à 28°C, 2 heures de lumière à 23°C et 6 heures d'obscurité à 18°C. La température est suffisamment élevée et les jours suffisamment longs pour que l'insecte n'entre pas en diapause au stade nymphal.

Les larves nouveau-nées s'installent d'elles-mêmes dans le milieu. Les boîtes de ponte sont renversées sur celles qui contiennent le milieu ; les deux récipients s'emboîtent parfaitement à leur ouverture, de sorte que les jeunes larves ne peuvent s'échapper (fig. 6). Elles descendent le long des parois de la boîte de ponte ou tombent au bout d'un fil de soie jusqu'au milieu. La majorité d'entre elles s'installent sur les bords au contact du plastique et du milieu, mais par la suite elles se déplacent vers l'intérieur, entre les fragments d'aliment.

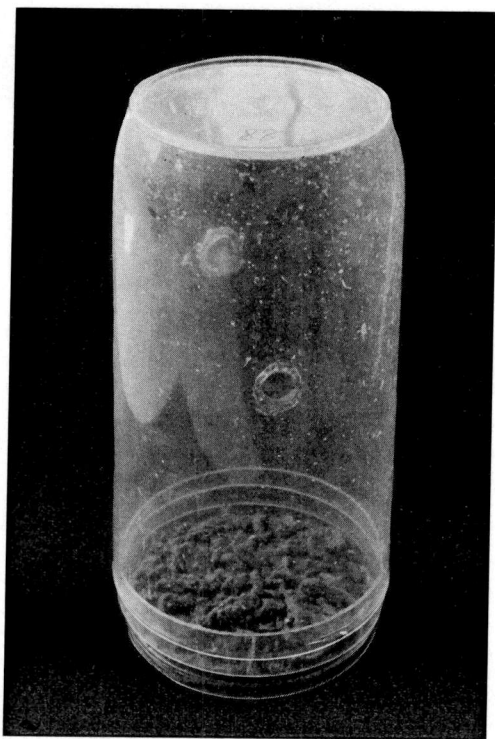


FIG. 6. — Assemblage d'un pondoir et d'une boîte d'alimentation, pour l'auto-installation des larves

Les boîtes de ponte sont transférées plusieurs fois sur de nouvelles boîtes d'alimentation, jusqu'à la fin de l'éclosion des œufs.

Après l'installation des larves, chaque boîte de milieu est fermée par un couvercle non aéré (fig. 7). Dix à 11 jours plus tard, lorsque des larves du dernier stade apparaissent, on place à la surface du milieu trois disques superposés de papier ondulé à fines cannelures et l'on ferme les boîtes avec des couvercles grillagés (fig. 8). Les larves âgées s'installent pour la nymphose soit

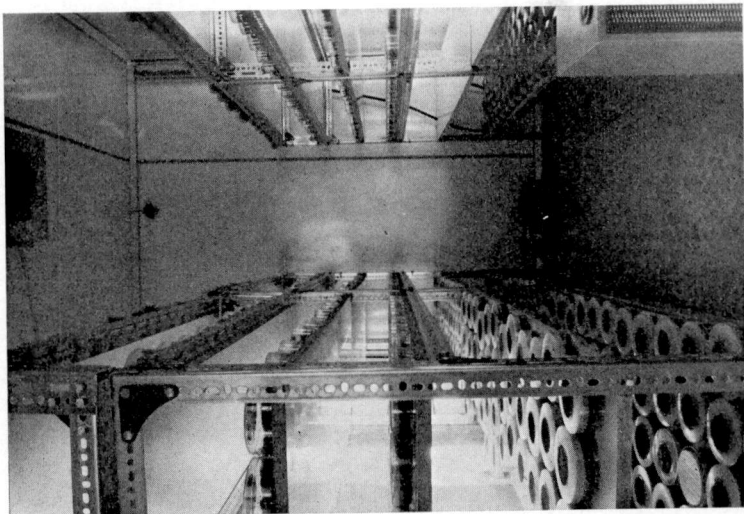


FIG. 8. — Ensemble de boîtes préparées pour la nymphose

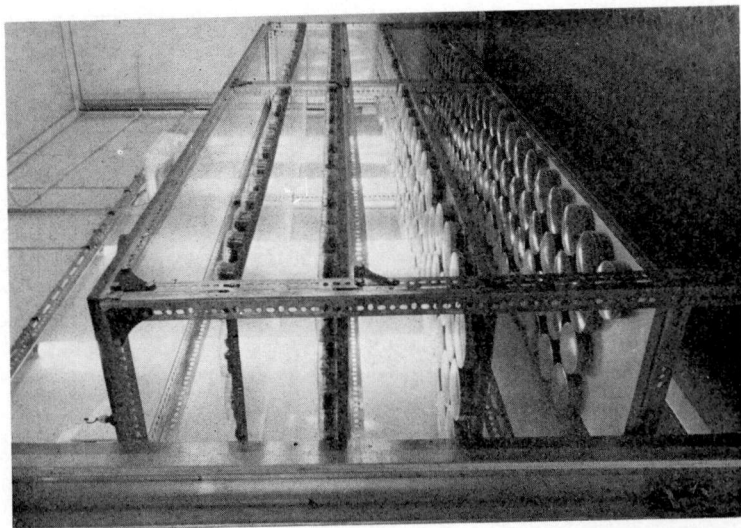


FIG. 7. — Ensemble de boîtes de larves en développement,
dans la cellule climatisée

dans les cannelures du papier, soit entre les disques ou entre disques et milieu, ainsi que dans le milieu, souvent au contact du plastique (fig. 9). Le papier évite le dessèchement du milieu et permet de récolter facilement des chrysalides, celles-ci n'étant pas entourées d'un cocon de soie, contrairement à celles formées dans le milieu.

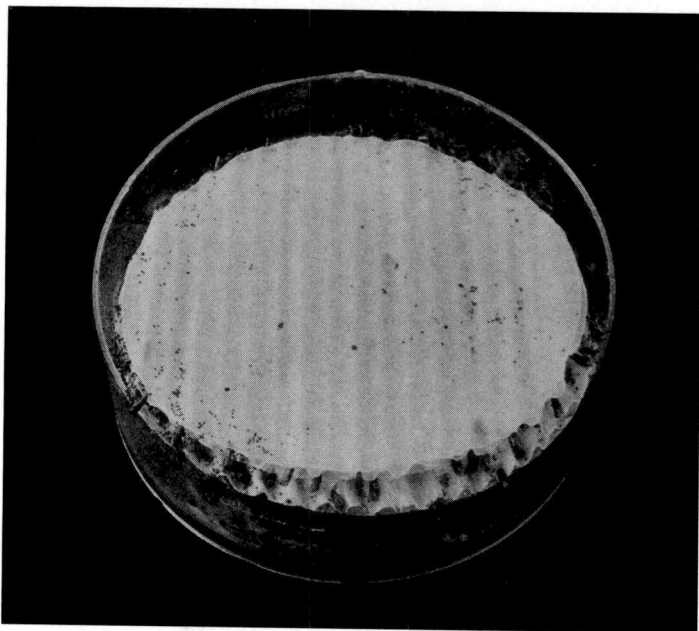


FIG. 9. — Boîte d'alimentation et de nymphose prête à être placée dans un éclosoir

Dès l'apparition des premiers papillons, qui viennent vers la lumière sous les couvercles, toutes les boîtes de larves installées le même jour sont placées dans un compartiment d'éclosoir (fig. 10).

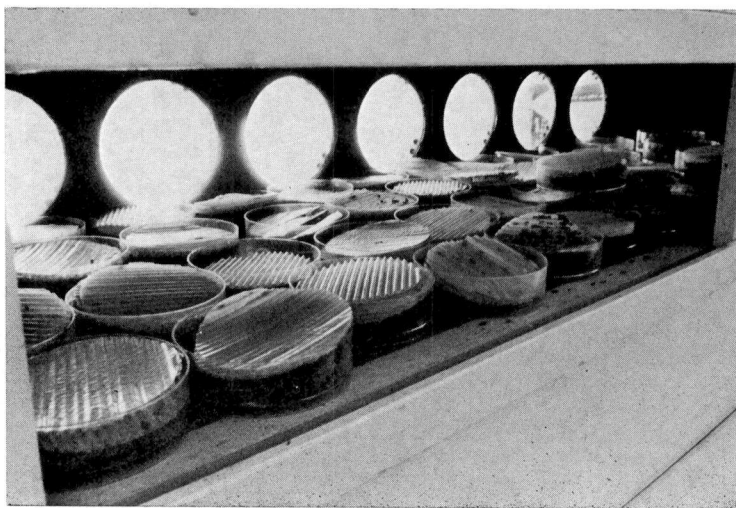


FIG. 10. — Intérieur d'un compartiment de l'éclosoir, rempli de boîtes de nymphose (les entonnoirs de sortie ont été retirés)

3. — *Éclosoir à papillons*

Un éclosoir à Eudémis est un parallélépipède en bois mesurant 150 cm de longueur, 190 cm de hauteur et 50 cm de profondeur, monté sur quatre pieds (fig. 11). Il comporte sept compartiments superposés, fermés en avant et en arrière par une porte coulissante. L'antérieure porte sept orifices circulaires de 16 cm de diamètre, à chacun desquels est adapté un entonnoir dont le tube pénètre dans une boîte cylindrique en polystyrène, mesurant 11 cm de diamètre et 8 cm de hauteur, qui collecte les papillons (fig. 12). Les entonnoirs sont en matière plastique, totalement noircie par une peinture cellulosique. L'expérience nous a montré que ce dispositif est le meilleur pour assurer une bonne récolte des papillons. Il semble en effet que ceux-ci aient besoin d'un éclaircissement de faible intensité mais bien diffusé pour manifester leur phototropisme positif. Dans ces conditions, on observe des sorties vers les boîtes de collecte à toute heure, du lever au coucher du soleil.

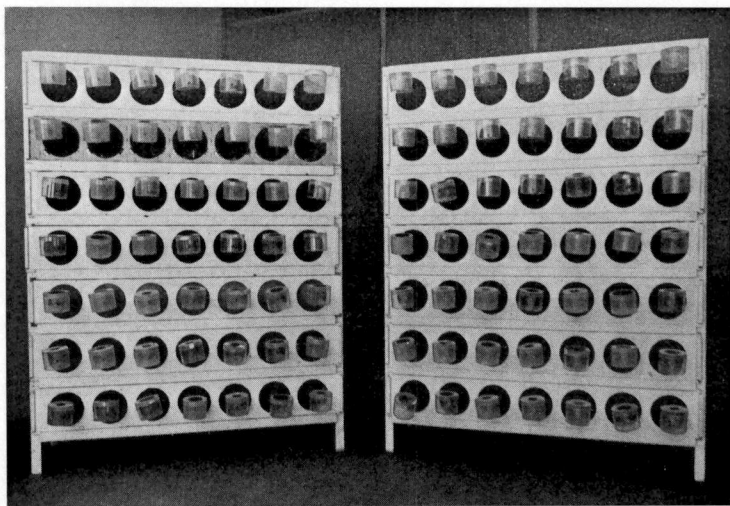


FIG. 11. — *Éclosoirs à papillons, fonctionnant en période de pleine production*

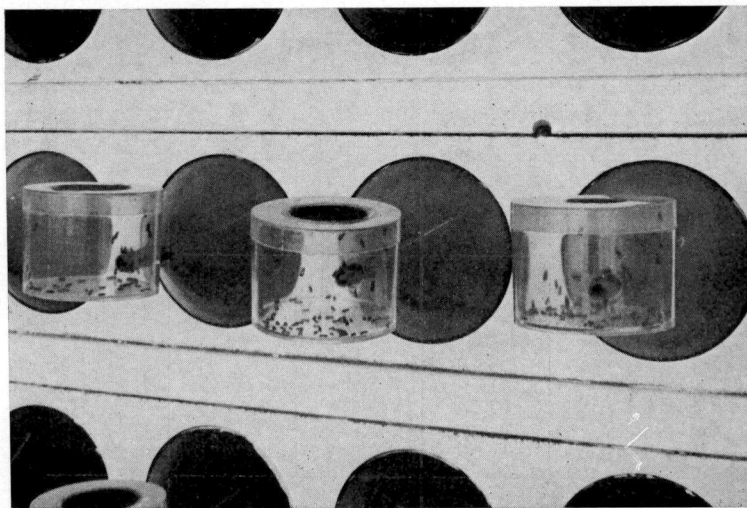


FIG. 12. — *Détail d'un éclosoir à papillons*

Les éclosiers sont situés dans la pièce où s'effectue la ponte, les entonnoirs étant tournés vers la fenêtre. Chaque compartiment contient 52 boîtes d'alimentation juxtaposées ; il est possible de superposer deux rangées, mais il vaut mieux ne pas trop diminuer l'intensité lumineuse au niveau des papillons.

Chaque matin, les boîtes de capture sont retirées et les papillons immobilisés par un jet de gaz carbonique, puis comptés et placés dans les boîtes de ponte. Lorsqu'il n'y a plus de sorties dans un compartiment, celui-ci est vidé et soigneusement lavé à l'eau javellisée.

4. — Sexage des nymphes

Les Eudémis destinés au laboratoire d'étude des phéromones sexuelles sont prélevés à l'état de nymphes dans les disques de papier ondulé. On ne garde que les chrysalides de couleur brun clair, qui sont assez âgées pour résister aux manipulations du sexage et suffisamment jeunes pour ne pas éclore avant leur arrivée à Paris.

Le sexage s'effectue sous une loupe binoculaire où l'on examine l'extrémité ventrale de l'abdomen de chaque nymphe. Ainsi que nous l'avons déjà exposé (GUENNELON et d'ARCIER, 1972), il est facile de reconnaître le sexe grâce à la situation du pore génital virtuel, nettement plus antérieure chez la femelle (huitième segment) que chez le mâle (neuvième segment) ; chez ce dernier, l'orifice s'accompagne en outre de deux protubérances arrondies.

II. — DONNÉES CHIFFRÉES DE LA PRODUCTION MASSIVE

Deux techniciens ont assuré la marche de l'élevage, en travaillant au total 50 à 70 heures par semaine, selon les périodes. Ils étaient aidés par une technicienne pour la préparation des milieux.

Il a été préparé 480 unités de milieux complexes au début de la production, puis 2 360 unités de milieux simples, soit un poids total d'environ 620 kgs.

Le tableau I indique les quantités de papillons récoltés et de nymphes expédiées, pour chacun des huit mois successifs de l'opération. L'addition des nombres d'adultes et de chrysalides ne permet pas de connaître la production exacte, mais donne une évaluation approximative du nombre total et du nombre moyen par jour d'insectes élevés au cours de chaque mois.

TABLEAU I

Nombres mensuels de papillons d'Eudémis récoltés et de chrysalides expédiées pour l'étude de la phéromone sexuelle, du 1^{er} novembre 1973 au 30 juin 1974

	Adultes récoltés	Nymphes expédiées	Totaux	Moyenne par jour
Novembre 1973 ..	6 411	0	6 411	204
Décembre	12 792	0	12 792	413
Janvier 1974	21 948	1 088	23 036	743
Février	31 842	11 196	43 038	1 537
Mars	41 806	15 400	57 206	1 845
Avril	57 523	14 950	72 473	2 416
Mai	62 371	12 440	74 811	2 413
Juin	48 251	7 920	56 171	1 872
Totaux	282 644	62 994	345 638	

Près de 63 000 chrysalides mâles et femelles ont donc été expédiées pour l'étude de l'attraction sexuelle, et le nombre total d'Eudémis comptés a presque atteint 350 000. La production réelle a dû même dépasser ce chiffre car au cours des opérations de sexage, de nombreuses larves, prénymphe et nymphes sorties des disques de nymphose ont dû être éliminées parce qu'elles ont été blessées ou trop dérangées pour survivre ; ces individus n'ont pas été comptés, faute de temps.

Le graphique de la figure 13 représente la variation du nombre de papillons récoltés quotidiennement pendant la période du 1^{er} novembre au 30 juin 1974.

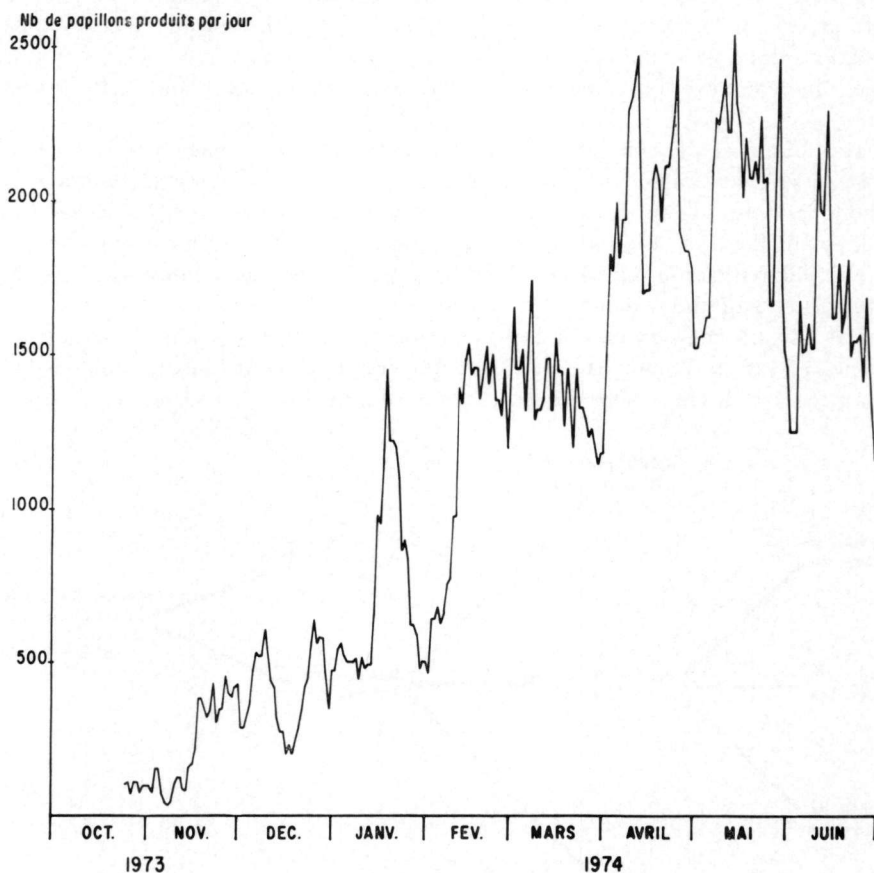


FIG. 13. — Nombres de papillons récoltés quotidiennement dans les éclosoirs

La quantité moyenne de milieu utilisé par insecte produit peut être évaluée à environ 1,75 grammes. La dépense totale en ingrédients des milieux s'étant élevée à 4 400 francs, le coût moyen pour 1 000 insectes produits est d'environ 13 francs.

Dans les conditions de température et de photopériode adoptées pour la présente expérimentation, la durée moyenne de développement d'une génération, de l'œuf à l'œuf, est de l'ordre de 34 jours. Elle est un peu inférieure à celle que nous observions dans le premier élevage décrit (37 jours) (GUENNELON *et al.*, 1970), la reproduction des adultes s'effectuant à 25°-28° au lieu de 20°C.

III. — DISCUSSION SUR LES RÉSULTATS OBTENUS EN FONCTION DE LA MÉTHODE EMPLOYÉE

L'intérêt essentiel des chiffres de rendements que nous avons exposés ci-dessus est de montrer ce qui a pu être réalisé pendant une expérience de huit mois de production massive de *L. botrana*. Il est par contre impossible d'en dégager des enseignements précis sur la valeur des techniques employées, que l'on apprécie d'habitude par différents critères, dont le principal est le taux de croissance de la population élevée, de génération en génération. Différentes raisons expliquent cette impossibilité.

Tout d'abord, la croissance de la population a été freinée par des facteurs dépressifs présents dans l'élevage au départ de l'expérience, et indépendants de la méthode utilisée : la présence généralisée d'une microsporidiose transmissible par l'intérieur de l'œuf et la faible diversité génétique de la souche en élevage, peu abondante et longtemps reproduite en conditions invariables. Ces facteurs entraînent des mortalités et l'affaiblissement de la reproduction.

Par ailleurs, nous avons conduit l'élevage de manière plus empirique que systématique, en raison d'une part de la technique employée pour l'installation des larves et d'autre part, des nécessités d'augmenter ou diminuer la production, selon l'époque.

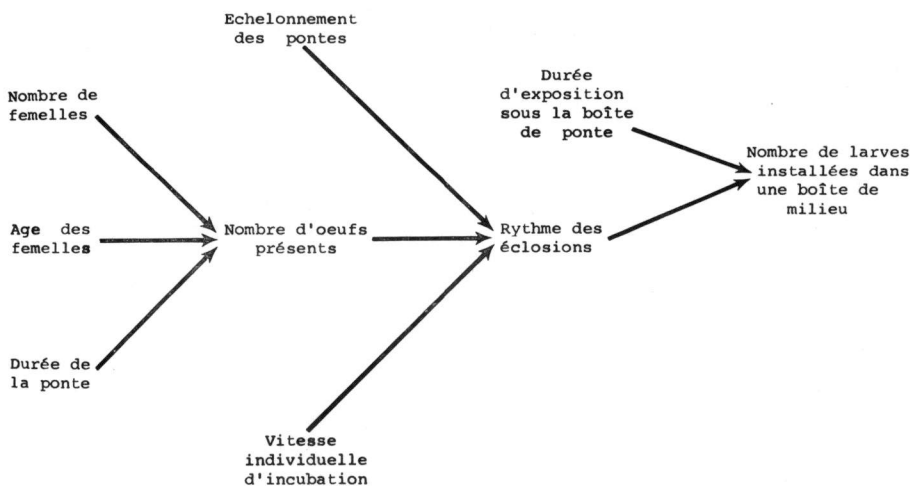


FIG. 14. — Facteurs agissant sur le nombre de larves installées dans une boîte de milieu, et leurs relations

La technique d'auto-installation des larves nouveau-nées a été retenue parce qu'elle exige très peu de temps de manipulation. Cependant, le nombre de larves installées dans chaque boîte d'alimentation est extrêmement variable ; il dépend de nombreux facteurs dont nous pouvons schématiser les relations (fig. 14). La variabilité du nombre de larves installées s'accompagne d'un important gaspillage d'in-

sectes dans certaines boîtes et d'une irrégularité de la production. Le taux de rendement en adultes d'une boîte d'alimentation est en effet d'autant plus faible que le nombre de larves installées est plus important. Une surpopulation de jeunes chenilles entraîne le cannibalisme, l'inhibition réciproque ou l'affaiblissement des larves qui s'alimentent mal du fait de l'insuffisance du milieu ou de la gêne qu'elles éprouvent pour se ménager un territoire ; il est également possible qu'une surpopulation rende les insectes plus vulnérables à la microsporidiose.

Dans la présente expérience où la livraison des insectes demandés devait s'étaler sur six mois, nous n'avons pas cherché à obtenir un coefficient de prolifération maximal, d'une génération à la suivante. Nous avons simplement accru ou freiné la production selon les exigences du moment, en agissant sur le nombre de larves installées. Cela a été obtenu en faisant varier, pour chaque boîte de ponte, le nombre de papillons introduits, la durée de la ponte et la durée d'exposition au-dessus de la boîte d'alimentation (fig. 14).

Malgré les méfaits de la microsporidiose et d'une certaine consanguinité, malgré l'empirisme de la méthode employée et l'important gaspillage de larves, la production réalisée doit être considérée comme très intéressante dans plusieurs domaines.

En premier lieu, la demande d'insectes pour l'étude des phéromones sexuelles a été largement satisfaite. Il faut déplorer par contre une importante mortalité survenue chez les chrysalides expédiées par la poste, en particulier en mai et juin, et qui semble due à des excès thermiques. Les caractères sexuels des Eudémis produits (sécrétion de phéromone attractive par les femelles, réaction positive des mâles) ont permis la réalisation des travaux prévus par les biochimistes.

La quantité moyenne de milieu utilisé pour la production d'un Eudémis, soit 1,75 g, ne paraît pas très élevée, relativement aux volumes exigés par d'autres Lépidoptères. Ce poids moyen serait même plus faible si nous avions fait intervenir dans le calcul les individus tués au cours du sexage des nymphes. Il est par ailleurs inférieur à celui que nous obtenions (GUENNELON *et al.*, 1970) dans des lots de 50 larves installées sur du milieu coulé (2,1 g). Cela prouve que la fragmentation du milieu favorise le développement des larves.

Le prix moyen du milieu nécessaire à la production de 1 000 Eudémis, soit 13 francs, ne paraît pas excessif non plus, compte-tenu du coût de l'agar utilisé (120 F. le kg), qui avait déjà subi une hausse importante. En outre, ce prix moyen a été calculé en tenant compte des différents milieux utilisés dans l'expérience. De 29 francs pour les Eudémis produits au début sur la formule complexe, il a pu être abaissé jusqu'à 8 francs pour les insectes élevés sur le milieu simple dont la composition a été précédemment indiquée (voir p. 298). Il faut remarquer que la dépense en agar constitue dans tous les cas une importante fraction du prix de revient de l'aliment, atteignant près de 50 p. 100 dans les formules simples.

Les travaux réalisés ont permis l'essai critique de techniques particulières à un élevage de masse, telles que la récolte des papillons dans un éclosoir et l'auto-installation des larves.

Enfin, l'expérience acquise doit guider de nouvelles recherches pour acquérir une meilleure maîtrise de l'élevage, tout en diminuant le coût du milieu et le temps de travail consacré.

CONCLUSIONS

Un élevage massif de *Lobesia botrana* sur milieux artificiels a été effectué pendant une période de huit mois, du 1^{er} novembre 1973 au 30 juin 1974. L'expérience a été motivée par une demande de plusieurs dizaines de milliers de papillons, en vue de l'étude de la phéromone sexuelle de l'espèce.

La production globale s'est élevée à 283 500 adultes utilisés pour le maintien de l'élevage et à 63 000 chrysalides expédiées au laboratoire de biochimie. Le rythme moyen de pleine production a été de 2 400 individus par jour. Chaque Eudémis produit a utilisé une moyenne de 1,75 grammes de milieu. Le coût moyen de l'aliment sur huit mois s'est élevé à 13 francs pour 1 000 insectes produits, mais il a pu être abaissé à 8 francs pour la dernière formule de milieu utilisée.

Un certain empirisme a présidé à la conduite de l'élevage, en raison d'une part de la technique adoptée d'auto-installation des larves dans le milieu, et d'autre part de la nécessité d'intensifier ou de freiner la production, selon les exigences du moment.

Il a été satisfait aux objectifs visés. La prolifération de l'élevage s'est montrée suffisante malgré un effectif de départ restreint et la présence d'une microsporidiose. Les milieux sont demeurés en bon état sanitaire et aucune maladie grave n'a décimé la population d'insectes. Les Eudémis produits ne semblent pas avoir perdu les caractères essentiels du comportement sexuel de l'espèce. Enfin, si la méthode d'élevage adoptée a provoqué de fortes pertes en jeunes larves dans les lots surpeuplés, cela ne s'est pas accompagné d'un gaspillage important de milieu, dans l'ensemble.

La production réalisée constitue une expérience très enrichissante sur le plan agronomique. Elle montre la possibilité réelle d'élever en masse l'un des « Vers de la grappe », bien connu pour sa nocivité, et permet ainsi d'envisager différentes formes de lutte biologique dans les vignobles. Cette réussite a par ailleurs valeur d'exemple pour la production massive d'autres Lépidoptères phytophages nuisibles, de taille analogue, et relativement aptes au développement en groupe.

Reçu pour publication en avril 1975.

SUMMARY

SPECIFICATIONS FOR MASS PRODUCING *LOBESIA BOTRANA* SCHIFF.

(LEPIDOTERA : TORTRICIDAE) ON AN ARTIFICIAL DIET

A mass production of *Lobesia botrana* has been carried out in order to allow the analysis and synthesis of the sexual pheromone.

Several diets are prepared, all containing vineleaves and grapes. Some quick performances are used, especially concerning the moth collection in a manifold emergence box, and the self-setting of the larvae on the diet.

A total of 283 500 adults have been produced during the 8 months of the experiment; a daily mean of 2 400 moths has been reached at full production rhythm. Nearly 63 000 nymphae have been sexed and mailed for biochemical studies.

Every fully developed individual has used, as a mean, 1.75 g of diet. For 1 000 insects produced, with the latest formula the cost of the diet represents 8.00 F.

In spite of a certain empiricism in the rearing management, of the littleness of the original insect stock, and of the presence of a microsporidiosis, the achieved results are satisfactory, and the experiment interesting in many ways.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- GUENNELON G., 1966. Contribution à l'étude de la diapause embryonnaire chez *Archips rosana* L. (Lep. Tortr.). Thèse, *Ann. Epiphyties*, **17** (H. S. II), 1-135.
- GUENNELON G., d'ARCIER F., 1972. Piégeage sexuel de l'Eudémis de la vigne, *Lobesia botrana* SCHIFF (Lep. Tortr.) dans la région d'Avignon. *Rev. Zool. agric. appl.*, **2**, 61-77.
- GUENNELON G., SENDER C., d'ARCIER F., AUDEMARD H., 1970. Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage au laboratoire des larves de l'Eudémis de la vigne, *Lobesia botrana* SCHIFF (Lep. Tortr.). *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2** (1), 51-77.
- MOREAU J. P., 1965. Comportement des vers de la grappe vis-à-vis de divers cépages et essais d'alimentation artificielle. *Rev. Zool. agric. appl.*, **1-3**, 13-16.
- POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2** (1), 79-91.
- TZANAKAKIS M. E., SAVOPOULOU M. C., 1973. Artificial diets for larvae of *Lobesia botrana* (Lep. Tortr.). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **66** (2), 470-471.
- VANDERZANT E. S., KERUR D., REISER R., 1957. The role of dietary fatty acids in the development of the pink bollworm. *J. econ. Entomol.* **50** (5), 606-608.

L'ALIMENTATION ARTIFICIELLE DES LARVES DE LA COCCINELLE APHIDIOPHAGE *ADONIA 11 NOTATA* SCHN. (COL. COCCINELLIDAE)

II. — INFLUENCE DE DIFFÉRENTS ALIMENTS AZOTÉS SUR LE DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

A. FERRAN et J. P. LAFORGE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A.,
37, Bd du Cap,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

Nous avons proposé aux différents stades larvaires de la coccinelle aphidiphage, *Adonia 11 notata*, quatre milieux artificiels qui diffèrent par un mélange d'aliments azotés originaires du commerce. Celui contenant de la poudre de foie, de l'hydrolysate enzymatique de caséine et des levures de bière semble donner les meilleurs résultats en ce qui concerne le franchissement des mues, la durée des différents stades et enfin l'émergence des adultes. Ces résultats diffèrent en fait selon l'âge des larves au moment de leur mise sur ce milieu. Des larves nourries dès l'éclosion avec ce milieu franchissent au maximum deux mues. Par contre, des larves élevées au premier stade sur le puceron *Aphis fabae* scop. puis placées dès la fin de la première mue sur cet aliment ont donné naissance à des adultes avec un rendement moyen de 25 p. 100. Enfin, des larves, mises sur ce milieu au début du troisième ou du quatrième stade, ont donné 100 p. 100 d'adultes. Ces adultes sont plus petits que ceux produits à partir de pucerons et sont fertiles dans la mesure où ils reçoivent une alimentation aphidienne.

Adonia 11 notata SCHN. est une coccinelle à régime alimentaire strictement aphidiphage que nous élevons au laboratoire sur le puceron noir de la fève *A. fabae* scop. Dans ces conditions, elle présente quatre stades larvaires et la durée totale moyenne du développement pré-imaginal est de 17,7 jours ($\pm 0,17$) à 21°C. Les adultes doivent obligatoirement se nourrir de pucerons pour accomplir leur cycle reproducteur. Les femelles, après une période de maturation sexuelle de 8 jours (à 21°C) pondent 20 à 30 œufs par jour et vivent environ un mois.

Dans une première série d'expérience (FERRAN et LAFORGE, 1975), nous avons pu constater que les larves de cette coccinelle étaient capables de consommer des milieux artificiels gélosés et que les meilleurs rendements de développement étaient

obtenus avec une concentration globale en substances protidiques de 5,2 g pour 100 ml de milieu, à condition toutefois, que cette fraction soit constituée d'un mélange en quantité égale, d'une part de divers acides aminés et d'autre part de substances azotées complexes.

Étant donné que ces dernières substances ont des valeurs alimentaires très variables selon leur origine, il était intéressant de préciser dans quelle mesure certaines d'entre elles pouvaient s'avérer nettement plus favorables à l'insecte que d'autres et, de ce fait, augmenter substantiellement le rendement de l'élevage.

MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉTUDE

Les quatre milieux étudiés diffèrent par la composition de leur fraction azotée complexe (tabl. 1) et ont, en commun, des sucres, un mélange de 18 acides aminés, des lipides, des vitamines, des sels et des oligo-éléments (tabl. 2).

La concentration des différents constituants de cette fraction est de 0,657 g pour 100 ml de milieu, ce qui correspond à une teneur totale de 2,620 g en aliments azotés complexes par 100 ml de milieu.

La méthode de fabrication des milieux est identique à celle décrite dans une note antérieure (FERRAN, LAFORGE, 1975).

TABLEAU I

Substances entrant dans la composition de la fraction azotée de chaque milieu (+)

Substances entrant dans la composition de la fraction azotée de chaque milieu	Milieux artificiels			
	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄
<i>1^{er} groupe</i>				
- Extrait de viande (MERCK.)	+		+	
- Hydrolysate acide de caséine (MERCK.)	+		+	
- Poudre de foie (MERCK.)		+		+
- Hydrolysate enzymatique de caséine (MERCK.)		+		+
<i>2^e groupe</i>				
- Extrait de levure de bière (MERCK.)	+	+		
- Levures de bière désamérisées (VITALEVOR)	+	+		
- Hydrolysate enzymatique de levures (N. B. C)			+	+
- Levures médicinales séchées en poudre (MERCK.)			+	+

L'expérience a été réalisée sur les 4 stades larvaires pris séparément. Le passage sur milieu artificiel a été effectué dès l'éclosion pour les larves de premier stade, après la mue, pour les deuxième, troisième et quatrième stades, les larves étant élevées jusque-là sur le puceron *A. fabae*.

Chaque milieu a été testé sur des lots de 10 larves élevées individuellement, avec 5 répétitions successives dans le cas des larves de premier stade et seulement 4 pour chacun des trois autres stades.

Les critères utilisés pour apprécier la valeur alimentaire d'un milieu sont le pourcentage de mues successives franchies et la durée moyenne des stades. A ceux-ci s'ajoutent dans le cas particulier du premier stade, la durée de survie des individus qui n'ont pas mué. Pour les larves plus âgées, nous avons utilisé, en plus, les accroissements relatifs de poids ($\Delta p/p_0$), c'est-à-dire le rapport entre l'augmentation pondérale dans un délai de 2 puis 4 jours après la mue (ΔP) et le poids des individus à la mue (P_0) :

$$\Delta p/p_0 = \frac{P(t) - P_0}{P_0} \text{ accroissement relatif de poids}$$

avec $P(t)$: poids le deuxième ou le quatrième jour après la mue;
 P_0 : poids au moment de la mue (larve à jeun).

Quel que soit le critère utilisé, les résultats sont toujours exprimés par la valeur moyenne et l'écart-type. Les comparaisons des résultats sont réalisées à l'aide du test F (F : valeur non significative au seuil 5 p. 100; F** : valeur significative au seuil 1 p. 100).

TABLEAU 2

Composition chimique de la base commune aux 4 milieux artificiels

Substances	Concentrations (pour 100 ml de milieu)	Substances	Concentrations (pour 100 ml de milieu)
<i>Glucides (g)</i>		<i>Lipides</i>	
Glucose	2,5	Ac. plamitique	80 mg
Saccharose	2,5	Ac. stéarique	50 mg
<i>Acides aminés (mg)</i>		Ac. oléique	200 mg
L-alanine	100	Cholestérol	65 mg
L-arginine	120	Carotène	100 mg
Ac. L-aspartique	200	Lécithines	100 mg
Cystéine	50	Tween 80	1 ml
Ac. L-glutamique	220	<i>Vitamines</i>	
Glycine	200	« Vitamin diet fortification mix- ture »	200 mg
L-histidine	80	<i>Sels et oligoéléments</i>	
L-isoleucine	150	Sels de Wesson	500 mg
L-leucine	220	Solution complexe (Ag, Cu, Zn, Co, Mn, Li, S)	2 ml
L-lysine	100	<i>Divers</i>	
DL-méthionine	100	Alcool éthylique à 70°	2 ml
L-phenyl-alanine	210	Nipagine (solution 1 p. 100) ...	1 ml
L-proline	120	Formol (solution 1 p. 1 000) ...	0,2 ml
L-sérine	210	Agar-Agar	2,5 g
DL-thréonine	160	pH 7 (KOH 4N)	
L-tryptophane	80		
L-tyrosine	100		
L-valine	200		

RÉSULTATS

I. — *Au niveau des larves de premier stade*

Quel que soit le milieu alimentaire, les larves de premier stade franchissent au maximum deux mues successives. Lorsque la nourriture est constituée par le milieu M_2 , 54 p. 100 des jeunes larves atteignent le deuxième stade et 6 p. 100 seulement, le troisième. Pour les milieux M_1 , M_3 et M_4 , les rendements sont inférieurs puisque les pourcentages précédents oscillent respectivement entre 20 et 40 p. 100 d'une part 0 et 4 p. 100 d'autre part.

Dans un lot de larves de même âge recevant leur hôte naturel la mortalité est négligeable, par contre les larves maintenues à jeun meurent, sans muer, au bout de 225 jours ($\pm 0,63$).

La durée moyenne du premier stade, pour les larves qui ont mué, n'est pas significativement modifiée par la nature de la fraction azotée utilisée ($F = 1,90$). Elle varie, en fonction des milieux, entre 5,80 et 6,18 jours, valeurs deux fois supérieures à celles obtenues avec des larves recevant comme nourriture le puceron *A. fabae* SCOP. (2,39 jours $\pm 0,05$).

Par contre, la survie moyenne des larves qui sont mortes sans changer de stade est significativement prolongée par le milieu M_2 ($F^{**} = 5,03$) (tabl. 3).

TABLEAU 3

Survie moyenne des larves de premier stade en fonction des milieux artificiels

Milieux	M_1	M_2	M_3	M_4
Survie moyenne (en jours)	5,33 $\pm$ 0,36	7,17 $\pm$ 0,33	5,43 $\pm$ 0,30	4,47 $\pm$ 0,40

2. — Au niveau des trois autres stades larvaires

Les larves élevées sur milieu artificiel à partir du deuxième, troisième et quatrième stade présentent une réponse différentielle beaucoup plus marquée en fonction de la nature de la fraction azotée.

Ainsi, quel que soit le stade mis sur alimentation artificielle, les pourcentages de mues franchies sont plus élevés dans le cas du milieu M_2 (tabl. 4 a). Par rapport à l'essai précédent (FERRAN, LAFORGE, 1975) nous obtenons, pour la première fois, des adultes à partir de larves élevées sur pucerons au premier stade puis sur ce milieu pour le reste du développement (tabl. 4 a). De même, par rapport aux résultats antérieurs, le pourcentage d'adultes issus de larves mises à partir du troisième stade sur ce milieu, est considérablement amélioré puisqu'il voisine 100 p. 100 (tabl. 4 b). Par contre, le nombre d'imagos obtenus à partir de larves de quatrième stade demeure inchangé (tabl. 4 c).

Les valeurs indiquées dans les tableaux 5 et 6 portent uniquement sur les stades à partir desquels les larves sont élevées sur milieu artificiel. On constate que, quel que soit l'âge initial des larves, la durée moyenne de ces stades est minimale avec le milieu M_2 tandis que leurs accroissements pondéraux en 2 et 4 jours sont maximaux.

D'une manière générale, la croissance post-embryonnaire des larves transférées sur ces 4 milieux est considérablement ralentie par rapport à celle de larves témoins recevant une alimentation aphidienne. Ainsi, dans le cas du milieu M_2 , la durée totale du développement jusqu'à l'imago est de 31,26 jours (témoins sur pucerons 15,21 jours) pour les larves mises en présence de cet aliment dès le deuxième stade, de 22,01 (témoins 13,21 jours) et de 14,28 jours (témoin 11,09 jours) lorsque le trans-

fert concerne respectivement des larves de troisième et de quatrième stade. Par contre, quel que soit le milieu et le stade de départ, la durée moyenne du stade nymphal reste sensiblement constante.

TABLEAU 4

Pourcentage de mues

Mues franchies	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄
a) <i>Pourcentages de mues obtenues à partir des larves de deuxième stade</i> (* : valeurs extrêmes en fonction des répétitions)				
L ₂ /L ₃	55,0 (40-60)*	75,0 (60-100)	57,5 (50-90)	50,0 (40-60)
L ₃ /L ₄	12,5 (0-40)	47,5 (40-60)	30,0 (20-50)	20,0 (10-40)
Adultes	0	25,0 (20-30)	10,0 (0-20)	17,0 (10-20)
b) <i>Pourcentages de mues obtenues à partir des larves de troisième stade</i>				
L ₃ /L ₄	82,5 (80-100)	100,0	95,0 (90-100)	87,5 (80-100)
Adultes	67,5 (60-90)	97,5 (90-100)	85,0 (80-100)	75,0 (60-90)
c) <i>Pourcentages de mues obtenues à partir des larves de quatrième stade</i>				
L ₄ /Nymphé	87,5 (70-100)	97,5 (90-100)	87,5 (60-90)	87,5 (80-100)
Adultes	80,0 (60-90)	97,5 (90-100)	80,0 (60-90)	80,0 (70-100)

TABLEAU 5

Durée moyenne (en jours) des stades à partir desquels les larves sont élevées sur milieu artificiel en comparaison avec témoin nourri de pucerons

Stades	Milieux				Témoins (<i>A. fabae</i>)
	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	
L ₂	6,23 ± 0,18	5,53 ± 0,18	6,30 ± 0,23	6,73 ± 0,20	2,00 ± 0,02
L ₃	6,54 ± 0,27	5,22 ± 0,14	5,47 ± 0,18	5,91 ± 0,16	2,12 ± 0,04
L ₄	7,50 ± 0,16	6,36 ± 0,28	8,05 ± 0,22	7,92 ± 0,19	3,91 ± 0,02

TABLEAU 6

Accroissement pondéral ($\Delta p/p_0$) en 2 et 4 jours des stades à partir desquels les larves sont élevées sur milieu artificiel

(* *A. fabae*, les larves ont déjà changé de stade)

Critères		Milieux				Témoins (<i>A. fabae</i>)
Stades	Intervalle de pesée	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	
L ₂	2 jours	0,56 ± 0,07	0,72 ± 0,06	0,49 ± 0,08	0,48 ± 0,05	2,51 ± 0,07
	4 jours	1,26 ± 0,13	1,52 ± 0,10	1,05 ± 0,12	1,14 ± 0,13	—*
L ₃	2 jours	0,62 ± 0,06	0,98 ± 0,06	0,76 ± 0,07	0,63 ± 0,06	2,25 ± 0,01
	4 jours	1,39 ± 0,09	1,72 ± 0,15	1,50 ± 0,08	1,28 ± 0,10	—*
L ₄	2 jours	0,57 ± 0,03	0,68 ± 0,04	0,57 ± 0,04	0,56 ± 0,05	2,45 ± 0,05
	4 jours	1,20 ± 0,05	1,43 ± 0,07	1,12 ± 0,07	1,11 ± 0,05	3,39 ± 0,09

Pour l'ensemble des stades larvaires, le milieu M₂ provoque une amélioration très nette des aptitudes biologiques de cette espèce bien qu'elles soient encore très inférieures à celles obtenues dans les conditions normales, sur une alimentation aphidienne.

3. — Caractéristiques des adultes provenant des différents stades larvaires

a) Poids des adultes.

Les adultes ont un poids moyen à la naissance inférieur à celui d'adultes témoins ayant effectué leur développement pré-imaginal aux dépens du puceron *A. fabae*. A titre d'exemple, nous indiquons dans le tableau 7, le poids moyen en fonction du sexe, des adultes obtenus à partir des trois stades larvaires placés sur le milieu M₂.

TABLEAU 7

Poids moyen des adultes obtenus à partir de larves élevées sur le milieu M₂

Sexes	Poids des adultes issus de larves élevées sur milieu artificiel à partir du stade (mg)			Témoins (pucerons)
	L ₂	L ₃	L ₄	
Femelles	10,31 ± 0,29	10,52 ± 0,43	13,36 ± 0,44	25,31 ± 0,27
Mâles	10,11 ± 0,16	10,82 ± 0,25	12,42 ± 0,37	22,45 ± 0,24

Ceux qui proviennent de larves de deuxième ou de troisième stade ont un poids sensiblement identique et en particulier il n'y a pas de différence en fonction du sexe. Au contraire, les imagos issus de larves de quatrième stade sont plus lourds

que les précédents ($F = 19,14$) et les femelles, comme on l'observe dans des lots témoins, sont plus grosses que les mâles.

Par contre, au niveau des quatre milieux et pour l'ensemble des larves alimentées à partir d'un stade déterminé sur un de ces milieux, le poids des adultes obtenus semble indépendant de la nature du milieu.

b) Mortalité.

Pour l'ensemble des milieux et quel que soit l'âge des larves au moment de leur transfert sur l'alimentation artificielle, les adultes obtenus présentent dans les premiers 10 jours après leur émergence, un taux de mortalité (14 p. 100 pour les mâles ; 40 p. 100 pour les femelles) supérieur à celui constaté dans une population témoin (0 p. 100 pour les mâles ; 17 p. 100 pour les femelles) et qui paraît indépendant du régime alimentaire imaginal.

c) Fécondité.

Les adultes survivants mis en présence d'une alimentation aphidienne s'accouplent et sont fertiles. Les femelles pondent mais la fécondité est, en moyenne, de moitié par rapport à celle d'insectes produits sur pucerons.

Les adultes provenant de larves nourries à partir du quatrième stade sur les différents milieux artificiels, ont été divisés en trois lots. Les couples du premier lot sont élevés jusqu'au cinquième jour de ponte sur leur hôte naturel, puis sont passés sur le milieu M_2 . Les femelles cessent toute activité reproductrice dans les trois jours qui suivent le changement de régime alimentaire. Une semaine plus tard, leurs ovaires présentent un état de dégénérescence très avancé qui les fait ressembler à ceux de femelles immatures.

Les couples maintenus toute leur vie sur ce même milieu ne sont pas féconds (2^e lot). Les femelles ne pondent pas, leurs ovaires subissant parfois un début de maturation mais les ovocytes n'entrent jamais en vitellogénèse.

Par contre, des adultes élevés pendant les premiers 20 jours de leur vie imaginale sur ce milieu puis remis sur pucerons, commencent à pondre dans un délai moyen de cinq jours après le changement de régime alimentaire (3^e lot).

Des résultats tout à fait comparables ont été observés chez les adultes provenant de larves nourries avec le puceron *A. fabae*.

Les milieux artificiels étudiés pour l'alimentation larvaire assurent donc une bonne survie des adultes mais n'autorisent pas une vitellogénèse normale et, par voie de conséquence, inhibent toute possibilité de ponte. Toutefois, les adultes recevant ces aliments artificiels conservent leurs potentialités reproductrices puisqu'ils pondent dès qu'ils reçoivent une alimentation aphidienne.

DISCUSSION

La nature des substances azotées complexes entrant dans la composition de la fraction azotée des milieux artificiels joue un rôle significatif sur le développement larvaire de la coccinelle aphidiphage *Adonia II notata* SCHN. Le milieu M_2 constitué par un mélange de poudre de foie, d'hydrolysate enzymatique de caséine, d'extrait

de levure de bière et de levure de bière désamérisée donne les meilleurs rendements. Le milieu M_2 étant supérieur au milieu M_1 le mélange de poudre de foie et d'hydrolysats enzymatiques de caséine est supérieur au mélange d'extrait de viande et d'hydrolysats acides de caséine. SZUMKOWSKI (1952) a noté que pour les larves de la coccinelle polyphage *Coleomegilla maculata* DE GEER, le foie frais donne de meilleurs résultats que la viande crue.

Les levures de la fraction azotée jouent également un rôle non négligeable puisque le milieu M_4 qui diffère du milieu M_2 par la nature ou la présentation de ces micro-organismes, présente une efficacité moins grande. La valeur nutritionnelle des levures est bien connue chez les insectes, aussi bien au niveau larvaire qu'imaginal (SMITH, 1965 ; HAGEN et TASSAN, 1970).

Même dans les conditions alimentaires du milieu M_2 , on n'obtient pas encore une génération complète, la difficulté paraissant se situer pour des raisons de valeur nutritionnelle, d'appétitivité ou d'accessibilité de ces milieux gélosés, au niveau des deux premiers stades larvaires. En effet, de jeunes larves mises sur ce régime ne dépassent pas le troisième stade et de jeunes larves nourries sur pucerons puis mises au deuxième stade sur ce milieu, donnent seulement 25 p. 100 d'adultes. Par contre les stades plus âgés qui sont, dans les conditions naturelles, de gros consommateurs de pucerons, donnent, lorsqu'ils sont nourris avec ce milieu, des rendements en adultes voisins de 100 p. 100.

Par rapport aux larves témoins élevées sur pucerons, la durée du développement larvaire est considérablement plus longue et elle augmente d'autant plus que les larves mises sur milieu artificiel sont plus jeunes.

Alors que sur l'hôte naturel, chaque stade voit son poids sensiblement multiplié par 3, le stade à partir duquel les larves sont élevées sur milieu artificiel a son poids multiplié par 1,5 et ceci, pour une durée plus grande.

Les adultes obtenus à partir des différents stades larvaires ont un poids réduit et présentent dans un délai de 10 jours après l'émergence une mortalité supérieure à celle d'adultes provenant de larves élevées sur l'hôte naturel. Les adultes subsistants manifestent un potentiel de reproduction appréciable sous réserve qu'ils soient alimentés avec des pucerons. En présence du milieu artificiel le plus favorable aux larves, ces adultes ne pondent pas, mais conservent cette possibilité s'ils sont remis, à un moment quelconque de leur vie, sur l'hôte naturel. D'une manière plus générale chez les coccinelles prédatrices, tout changement dans la présentation physique ou la composition chimique de leur régime alimentaire naturel se traduit par une diminution ou un arrêt complet de l'activité reproductrice (ATALLAH, 1966 ; MALYK, 1971 ; MATTI HAMALAINEN, 1972 ; SMIRNOFF, 1958 ; SUNDBY, 1968).

D'un point de vue pratique, le meilleur milieu est insuffisant pour permettre le développement larvaire et la reproduction de cette coccinelle, mais dans la mesure où il conserve les potentialités reproductrices, il pourrait déjà se substituer à l'alimentation naturelle pour assurer la survie d'un grand nombre d'adultes.

SUMMARY

THE ARTIFICIAL DIET OF THE LARVAE OF THE APHIDIPHAGOUS
LADYBIRD *Adonia 11 notata* SCHN. (COL. COCCINELLIDAE).

II. — EFFECT OF VARIOUS NITROGENOUS DIETS
ON THE POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT

We have tried four different artificial diets for every larval stadium of the aphidiphagous ladybird *Adonia 11 notata* SCHN. each of the diet being composed of a mixture of commercial nitrogenous foods. The food media with liver powder, casein hydrolysate and yeast appeared to give the best results with regard to moulting, the length of the stages and at last the adult appearance. In fact these results vary according to the age to which the larvae are fed on this diet. Larvae fed on it as soon as hatching moult twice at the maximum. On the other hand, larvae reared on their host *Aphis fabae* SCOP. in the first stadium and then transferred as soon as the end of the first moult on this diet gave an average of 25 p. 100 adults. Finally, larvae fed on this diet from the beginning of the 3rd or 4th stadium gave 100 p. 100 adults. These adults are smaller than those reared on Aphids and are fertile only when they receive a diet of aphids.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ATALLAH Y. H., 1966. Ecological and nutritional studies on *Coleomegilla maculata* (Coccinellidae). I. The development of an artificial diet and a laboratory rearing technique. *J. econ. Ent.*, **57**, 1173-1179.
- FERRAN A., LAFORGE J. P., 1975. L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage *Adonia 11 notata* SCHN. (Col. Coccinellidae) I. Étude préliminaire sur le rôle de la fraction azotée (protéines et acides aminés). *Ann. Zool.-Écol. Anim.*, **7**, 1-12.
- HAGEN K. S., TASSAN R. L., 1970. The influence of food wheat and related *Saccharomyces fragilis* yeast product on the fecundity of *Chrysopa carnea*. *Can. Ent.*, **102** (7), 806-811.
- HAMALAINEN M., MARKKULA M., 1972. Effect of type of food on fecundity in *Coccinella septempunctata* L. (Col. Coccinellidae). *Ann. Entomol. Fenn.*, **38** (4), 195-199.
- MALYK M. R., ROBINSON A. G., 1971. A study of the voracity, fecundity and development rate of some common lady beetle predators of aphids on cereal crops in Manitoba. *The Manitoba Entomol.*, **5**, 89-91.
- SMIRNOFF W. A., 1958. An artificial diet for rearing coccinellid beetles. *Can. Ent.*, **90**, 563-565.
- SMITH B. C., 1965. Effect of food on the longevity, fecundity and development adult coccinellids (Coleoptera : Coccinellidae). *Can. Entomol.*, **97**, 910-919.
- SUNDBY R. A., 1968. Some factors influencing the reproduction and longevity of *C. septempunctata* L. (Col. Coccinellidae). *Entomophaga*, **13**, 197-202.
- SZUMKOWSKI W., 1952. Observations on Coccinellidae. II. Experimental rearing of *Coleomegilla* on a non insect diet. *Transact IX. Intern. Congr. Entomol.*, (Amsterdam 1951), 781-785.

INFLUENCE DE DIVERSES COMBINAISONS
DES PHOTOPHASES DE 8 HEURES ET DE 16 HEURES
SUR LES PROCESSUS DE DÉVELOPPEMENT
ET DE CROISSANCE CHEZ LES LARVES
D'*AMATHES C.-NIGRUM* (LEP. NOCTUIDAE).
ESQUISSE D'UNE THÉORIE
CONCERNANT UN TYPE DE DORMANCE

R. CAYROL

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Les larves d'*Amathes c.-nigrum* (Lep. Noctuidae) soumises à l'influence de photophases courtes présentent une dormance du type « oligopause » à partir du 4^e stade. Les chenilles élevées toute leur vie durant à 20°C accomplissent leur développement morphogène en 45 à 120 jours (moyenne 70 jours) sous une photophase de 8 heures et en 27 à 33 jours (moyenne 30 jours) sous une photophase de 16 heures.

Les chenilles élevées tout d'abord à 20° 16 h, puis transférées à 20° 8 h soit au 2^e stade, soit au 3^e stade, soit au 4^e stade, se développent, dans tous les cas, certaines en 30 jours, les autres en 70 à 120 jours.

Les chenilles élevées tout d'abord à 20° 8 h pendant 8, 15, 22 jours, puis à 20° 16 h se transforment en chrysalides 30 jours après leur transfert.

Nous émettons l'hypothèse suivant laquelle il existe chez la chenille d'*A. c.-nigrum* deux catégories de développements génétiquement programmés de façon relativement indépendante :

- le développement morphogène — au cours visible — ;
- deux « développements physiologiques » — au cours invisible — susceptibles d'engendrer les médiateurs (hormones de croissance notamment) en l'absence desquels le développement morphogène ne peut se dérouler normalement.

Les résultats obtenus donnent alors lieu à l'interprétation suivante. L'un de ces développements physiologiques « L » se déroule lentement et indépendamment de la photopériode dès la naissance de la chenille. L'autre « R » se déclenche dès que la chenille est exposée sous une photophase longue : R se déroule alors rapidement et indépendamment de L. Chacun de ces deux développements physiologiques présente une série d'étapes données. La réalisation complète de l'une de ces deux séries est nécessaire et suffisante pour que les médiateurs engendrés rendent possible l'entière programmation du développement morphogène, laquelle touche à son terme :

- dans l'un des cas, 70 jours en moyenne après la naissance de la chenille ;
 - dans l'autre cas, 30 jours après le début de l'exposition de la chenille sous une photophase longue.
-

I. — INTRODUCTION

En France, *Amathes c.-nigrum* présente annuellement deux ou trois générations. L'espèce hiverne au stade larvaire en état de dormance. Il s'agit d'une dormance relative au plan du développement morphogène, puisque les chenilles sont susceptibles de s'alimenter, de croître et de muer, mais aussi d'une diapause vraie — et non d'une simple quiescence — au plan de l'état physiologique général des insectes puisque le transfert des chenilles hivernantes à des températures moyennes ou élevées, sous des photophases naturelles, en automne ou au début de l'hiver, détermine une très forte mortalité au sein de la population larvaire et ne suscite, chez les chenilles survivantes, qu'un développement relativement lent. MÜLLER propose le terme « d'oligopause » pour ce type écologique de dormance. Dès le début du mois de février l'état de diapause paraît éliminé ⁽¹⁾. Les chenilles hivernantes transférées à cette époque au laboratoire survivent presque toutes et se développent apparemment de façon normale.

Après quelques travaux préliminaires sans grand intérêt montrant simplement que cette dormance était induite par l'influence des jours courts sur les chenilles, nous avons essayé de déterminer quels étaient les stades larvaires sensibles à l'action de la photophase. Dans ce but nous avons effectué une expérience où les chenilles étaient placées à une température oscillant entre 19 et 21°C :

- soit toute leur vie durant sous une photophase de 16 h ;
- soit toute leur vie durant sous une photophase de 8 h ;
- soit tout d'abord sous une photophase de 16 h puis sous une photophase de 8 h ;
- soit, inversement, tout d'abord sous une photophase de 8 h, puis sous une photophase de 16 h.

Cette expérience a été faite dans la région parisienne. Elle a débuté au mois de mai. Les chenilles ont été élevées en groupes et alimentées avec des feuilles de plantain (*Plantago lanceolata* L.).

II. — EXPOSÉ DES RÉSULTATS

1. — Larves exposées à l'interaction 20°C photophase de 16 h
(en abrégé 20° 16 h)

Elles se développent en 27 à 33 jours (moyenne 30 jours). Précisons qu'elles passent par 6 stades.

2. — Larves exposées à l'interaction 20° 8 h

Elles atteignent assez rapidement le 4^e stade puis leur développement morphogène devient très lent. Les chenilles, en état de dormance relative, passent par un 5^e puis par un 6^e stade. La mortalité est importante. Les larves du 6^e stade sont à peine plus grandes que les chenilles du 5^e

⁽¹⁾ En première approximation tout au moins cette élimination est effective ; mais une recherche plus approfondie montre qu'elle n'est pas totale.

stade dans le lot « 20° 16 h ». Les survivantes muent encore une fois ; la vitesse de leur développement augmente — sans atteindre toutefois celle que l'on peut constater chez leurs congénères du lot précédent — et elles se transforment en chrysalides, 45 à 120 jours (moyenne 70 jours) après leur naissance.

3. — Larves transférées de 20° 16 h à 20° 8 h

a) Chenilles transférées environ 24 heures avant d'avoir atteint le 3^e stade.

Tout se passe comme si nous étions en présence de deux populations larvaires. 50 p. 100 des chenilles parviennent au terme de leur développement morphogène en 30 ± 3 jours ⁽¹⁾, 50 p. 100 en 70 à 110 jours. En conséquence, il apparaît que :

— les larves au développement rapide réagissent exactement comme si elles avaient été exposées toute leur vie durant à 20° 16 h ;

— les larves au développement lent réagissent exactement comme si elles avaient été exposées toute leur vie durant à 20° 8 h. En effet, dans le lot où ces conditions sont effectivement réunies, c'est bien aux alentours du 70^e jour que les chenilles appartenant à la moitié la plus lente de la population commencent à se transformer en chrysalides.

b) Chenilles transférées environ 24 heures après avoir atteint le 3^e stade.

83 p. 100 d'entre elles parviennent au terme de leur développement en 30 ± 3 jours et 17 p. 100 en 80 à 110 jours.

Si l'on compare ces données à celles mentionnées dans le paragraphe précédent il apparaît que :

— le pourcentage des chenilles constituant respectivement les populations « rapides » et « lentes » est très nettement différent d'un lot à l'autre ;

— par contre, les durées de développement respectives des chenilles rapides et lentes sont les mêmes, à très peu près.

c-d) Chenilles transférées au début du 4^e stade (c) et au début du 5^e (d).

Respectivement 95 p. 100 et 100 p. 100 des chenilles parviennent au terme de leur développement en 31 ± 2 jours.

En résumé, pour des chenilles d'*A. c.-nigrum* exposées constamment à 20° 16 h ou à 20° 8 h ou encore transférées au cours de leur existence, de 20° 16 h à 20° 8 h, il n'existe au plan de la cinétique morphogène, que deux possibilités : un type de développement morphogène rapide et un type de développement morphogène lent dont les durées moyennes, pour l'ensemble de la population larvaire, sont respectivement de l'ordre de 30 jours et de 70 jours (cf. graphique : lots 1-2-3).

En modifiant le milieu, nous ne pouvons donc que faire varier la fréquence d'extériorisation de chacun de ces types de développement. Traduite en pourcentage, cette fréquence, pour chacune des 6 conditions expérimentales testées est de l'ordre de :

0 pour le type lent,			100 pour le type rapide en 1 et 3 d		
5	—	—	95	—	3 c
17	—	—	83	—	3 b
50	—	—	50	—	3 a
100	—	—	0	—	2

4. — Larves transférées de 20° 8 h à 20° 16 h aux 2^e, 3^e et 4^e stade

Les larves transférées de 20° 8 h à 20° 16 h au 2^e stade parviennent au terme de leur croissance 37 jours en moyenne après leur naissance (38 ± 4 jours). Ce délai atteint 46 jours (47 ± 6 jours) si le transfert a lieu quand les chenilles parviennent à la fin du 3^e stade, 52 jours (54 ± 7 jours) lorsqu'il s'agit de larves du 4^e stade.

En première approximation, ces résultats sont diamétralement opposés à ceux mentionnés précédemment puisque la population reste une et que la durée du développement morphogène augmente progressivement d'un lot à l'autre.

(1) La durée du développement varie suivant les individus de 27 à 33 jours (moyenne 30 jours).

Toutefois, si nous considérons les durées d'exposition des larves à 20° 8 h et à 20° 16 h, un fait extrêmement curieux apparaît. Les chenilles exposées à 20° 8 h jusqu'au 2^e stade sont âgées de 7 jours au moment de leur transfert à 20° 16 h, celles du lot suivant sont âgées de 15 jours et celles du dernier lot, de 22 jours. En définitive, les chenilles se transforment en chrysalides après être restées, en moyenne :

— 7 jours à 20° 8 h	et	(37-7) 30 jours à 20° 16 h
— 15 jours à 20° 8 h	et	(46-15) 31 jours à 20° 16 h
— 22 jours à 20° 8 h	et	(52-22) 30 jours à 20° 16 h

Exprimés sous cette forme les résultats obtenus donnent l'impression que la période pendant laquelle les larves ont été exposées à 20° 8 h équivaut à un temps mort. *Tout se passe en définitive comme si les chenilles « naissaient au développement rapide » le jour même de leur transfert à 20° 16 h* (cf. graphique : lots 4).

III. — INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS

A. — Exposé sommaire de la théorie des développements multiples

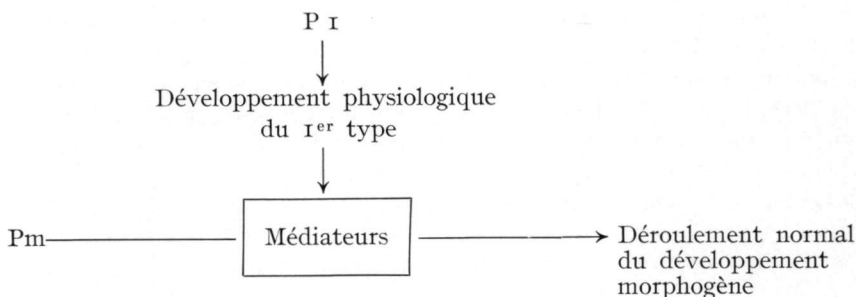
Il y a plus de dix ans que MISSONNIER, JOURDHEUIL et nous-mêmes avons montré que chez *Pegomyia betae* CURTIS, Dipt. Muscidae, *Scotia exclamationis* L., Lep. Noctuidae, *Psylla piri* L., Homop. Psyllidae, un stade déterminé du développement de diapause n'était pas lié chronologiquement, à un stade donné du développement morphogène et qu'ainsi le développement morphogène d'une part, le développement de diapause d'autre part, pouvaient suivre leur cours indépendamment l'un de l'autre. Déjà, à la même époque, DÉMOLIN distinguait le « développement physiologique », du développement morphogène pour rendre compte des différents aspects qui caractérisent le cours de la vie larvaire et nymphale de *Thaumaetopoea pytiocampa* (com. pers.).

Ces données prises en compte, les réactions d'*Amathes c.-nigrum* se comprennent aisément sous condition toutefois que nous parvenions à dégager de la notion de « développement physiologique » — nous reprenons volontiers l'expression de DÉMOLIN — un concept aussi précis et aussi général que possible. Voici donc l'hypothèse que nous proposons.

L'accomplissement de la morphogenèse est conditionné par la présence dans le corps de l'Insecte d'une série de substances — préhormones et hormones de croissance notamment — que l'on tend actuellement à désigner par le terme de « médiateurs » et dont l'élaboration implique évidemment le déroulement d'un ensemble de processus physiologiques particuliers. Nous appellerons « développement physiologique » un tel ensemble. Nous conviendrons dès lors que ce développement se distingue des autres processus physiologiques en ce sens qu'il engendre les médiateurs nécessaires à l'accomplissement normal de la morphogenèse. *Ainsi nous considérons le développement physiologique et le développement morphogène comme deux entités distinctes génétiquement programmées de façon relativement indépendante.* Il pourrait exister plusieurs types de développement physiologique.

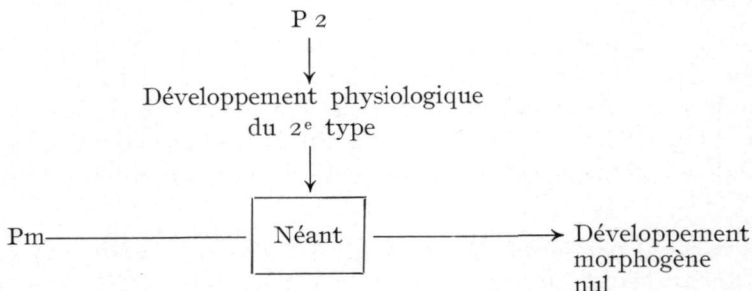
1^{er} type. Supposons tout d'abord un développement physiologique susceptible d'engendrer à tout instant des médiateurs, soit P 1 le programme génétique de ce

développement, soit Pm le programme génétique du développement morphogène, il vient :



La morphogenèse suit son cours normalement.

2^e type. Supposons un développement physiologique ne pouvant engendrer de médiateurs *qu'à partir d'une étape déterminée de son déroulement*. Avant que cette étape soit atteinte et en l'absence de médiateurs d'origine étrangère il vient :



En l'absence de médiateurs, le déroulement du programme régi par Pm est bloqué. L'insecte est en état de diapause.

Remarques : Nous venons de faire allusion à la présence éventuelle de médiateurs d'origine étrangère. C'est le cas si l'Insecte dispose à sa naissance d'un stock de médiateurs provenant de ses parents. C'est le cas également si un développement physiologique du 1^{er} type se déroule en même temps qu'un développement physiologique du 2^e type — chacun d'eux pouvant être génétiquement programmé indépendamment de l'autre —. C'est le cas enfin au cours de la période qui vient immédiatement après l'arrêt d'un développement physiologique du 1^{er} type si le déroulement de celui-ci conduit à l'élaboration d'une quantité excédentaire de médiateurs.

B. — Application de la théorie au cas *Amathes c.-nigrum*

1. Chez les larves d'*Amathes c.-nigrum* exposées à l'interaction 20° 8 h.

Un stock de médiateurs parentaux — ou un développement physiologique du 1^{er} type fonctionnant pendant un laps de temps relativement court — permet aux chenilles d'atteindre rapidement le 4^e stade. Passée cette étape de la croissance, le stock s'épuise, « l'offre » en médiateurs est de plus en plus insuffisante compte tenu

de la « demande » du programme Pm qui planifie la morphogénèse. La vitesse de celle-ci diminue progressivement. Par ailleurs, aucun mécanisme n'intervenant pour bloquer la croissance, celle-ci tend à se poursuivre de façon anormale, d'où une forte mortalité au sein de la population larvaire. Parallèlement à ces phénomènes un développement physiologique lent du 2^e type, L, dont le déroulement a débuté chez la larve nouveau-née ou chez l'embryon, suit normalement son cours. Il atteint, 60 jours en moyenne après la naissance des insectes, une étape au cours ou à partir de laquelle il engendre des médiateurs qui vont permettre aux chenilles de terminer leur développement morphogène (en 10 jours environ).

2. *Chez les larves d'A. c.-nigrum exposées à 20° 16 h.*

Un développement physiologique rapide R, du 1^{er} type, engendre à chaque instant des médiateurs qui permettent aux chenilles d'accomplir en 30 jours les différentes étapes de leur croissance.

3. 1. *En ce qui concerne les chenilles transférées de 20° 16 h à 20° 8 h et dont le développement morphogène s'effectue en 30 jours* (cf. graphique, population (1)) deux hypothèses sont à envisager :

— ou bien le déroulement du développement R déclenché à 20° 16 h se poursuit d'une façon apparemment normale à 20° 8 h ;

— ou bien le développement R cesse de se dérouler normalement à 20° 8 h. Toutefois, il a engendré, à 20° 16 h une quantité de médiateurs excédentaires et cet excédent est suffisant pour permettre aux larves de parvenir au terme de leur croissance.

3. 2. *Chez les chenilles transférées de 20° 16 h à 20° 8 h et dont le développement morphogène s'effectue en plus de 70 jours* (cf. graphique, population (2)), le développement R cesse de se dérouler normalement à 20° 8 h alors que le stock de médiateurs qu'il a engendrés est insuffisant pour permettre aux chenilles d'achever leur croissance. Celle-ci se poursuit normalement pendant quelques jours après le transfert puis, progressivement, devient extrêmement lente. Les insectes doivent attendre que le développement lent, L, atteigne l'étape au cours de laquelle il engendre les médiateurs qui rendront possible la reprise du développement morphogène.

Nous insistons sur le fait que la transformation des larves en chrysalides ne débute pas 70 jours après le transfert mais 70 jours après leur naissance. Cela signifie que le déroulement du développement L débute chez la larve nouveau-née — peut-être même avant — et non au moment du transfert. Les développements R et L, se déroulent donc simultanément dès la naissance de l'insecte. Le déclenchement du développement R est déterminé par l'action des photophases longues. Le déclenchement du développement L, est indépendant de la durée de la photophase.

A propos du développement général de ces chenilles lentes, nous dirons que dans un premier temps le développement morphogène est « connecté » sur le développement physiologique rapide R — par l'intermédiaire de médiateurs ρ — tant que les larves sont exposées à 20° 16 h. Dans un deuxième temps, par suite de l'arrêt de R à 20° 8 h il y a déconnection... puis à nouveau, dans un troisième temps, connection du développement morphogène sur le développement physiologique lent L, par l'intermédiaire de médiateurs λ — éventuellement différents de ρ —.

4. Chez les chenilles transférées de 20° 8 h à 20° 16 h aux 2^e, 3^e et 4^e stade (lots 4), il faut également distinguer plusieurs périodes. Tout d'abord, chez les jeunes larves exposées à 20° 8 h un stock de médiateurs parentaux — ou un développement physiologique de courte durée, cf. ci-dessus — permet aux chenilles d'effectuer rapidement les premiers stades de leur croissance en même temps que se déroulent les premières étapes du développement physiologique lent L. Le jour même où les chenilles sont exposées à 20° 16 h la photophase longue déclenche le déroulement du développement physiologique rapide R... *qui tout d'abord n'engendre pas de médiateurs ou tout au moins, pas de médiateurs utilisables pour la croissance des insectes.*

Environ 15 jours après leur naissance la situation des chenilles est donc la suivante :

- le stock des médiateurs initiaux (parentaux ou autres) commence à s'épuiser ;
- le développement physiologique L est encore loin d'atteindre l'étape au cours de laquelle il engendre des médiateurs ;
- même si le transfert à 20° 16 h a eu lieu, donc même si le développement physiologique R suit son cours, il n'engendre pas de médiateurs utilisables en raison, éventuellement, du déphasage qui existe entre l'étape qu'il parcourt (R est déclenché depuis peu de temps) et le stade de croissance des insectes.

En d'autres termes, pendant la période qui débute 15 jours après la naissance des chenilles, le développement morphogène dispose, pour son évolution, de moins en moins de médiateurs initiaux ; par ailleurs il n'est connecté ni sur le développement R, ni sur le développement L : sa vitesse tend donc à diminuer et, pour une raison qui apparaîtra facilement à la lecture de ce qui va suivre, à diminuer d'autant plus que le transfert 20° 8 h → 20° 16 h s'applique à des larves plus âgées.

Par la suite, le développement physiologique rapide R continue de suivre son cours normalement — mais sans émettre de médiateurs — et le développement morphogène suit le sien à vitesse de plus en plus réduite. Vient donc un jour où les deux étapes parcourues respectivement l'une par le développement R, l'autre par le développement morphogène, sont celles qui coïncident, normalement, lorsque les chenilles sont exposées constamment sous une photophase longue : le développement R a « rattrapé » le développement morphogène.

Dès lors qu'il en est ainsi, dès lors que le développement R et le développement morphogène sont en phase, il y a émission de médiateurs — peut-être, plus précisément, de médiateurs appropriés à l'étape de croissance parcourue par l'Insecte —, connection immédiate, par conséquent, du développement morphogène sur R et synchronisation de leurs vitesses respectives. La croissance reprend son cours normal et les chenilles se transforment en chrysalides 30 jours en moyenne après le transfert 20° 8 h → 20° 16 h c'est-à-dire 30 jours après le déclenchement de R par les photophases longues.

5. Cas particulier du lot 5.

Dans les lots 4 le développement R rattrape le développement morphogène avant que le développement physiologique lent L ait atteint l'étape au cours de laquelle il engendre des médiateurs. Il n'en est pas ainsi lorsque le développement R est déclenché trop tardivement. Ainsi par exemple si le transfert s'applique à des larves âgées de 30 jours, l'expérience montre qu'une partie non négligeable de la population et

notamment celle constituée par les chenilles qui se développent rapidement, se transforme en chrysalides en utilisant les médiateurs engendrés par le développement physiologique lent L. (cf. graphique, lot 5).

IV. — CONCLUSIONS

La recherche des stades sensibles à l'action de la photopériode chez les larves d'*Amathes c.-nigrum* nous a conduit de façon très inattendue, d'une part à préciser la notion de développement physiologique, d'autre part à envisager le déroulement simultané chez l'Insecte de plusieurs de ces développements. Il ne nous paraît pas opportun de discuter du bien-fondé de cette théorie au vu d'une série de données encore relativement restreinte. Toute généralisation de nos résultats est donc prématurée mais nous tenons à faire trois remarques :

1. Si l'on considère que l'hypothèse des développements multiples est à retenir dans certains cas, il faut dès à présent essayer de lier cette notion aux données de l'écologie. Les insectes polyvoltins susceptibles de présenter un ou deux états de diapause peuvent, soit se développer rapidement au printemps, soit hiverner, soit estiver éventuellement. Il ne serait pas impossible, dans ces conditions, que chez les insectes auxquels notre théorie est applicable, trois développements physiologiques correspondent à ces trois possibilités : développement rapide (type R), développement très lent dit « de diapause intense », développement (de type L) dit « de diapause d'intensité moyenne ».

2. Dans les expériences sur l'élimination de la diapause il arrive souvent qu'on prélève les insectes élevés en hiver dans des conditions proches de celles qui caractérisent leur environnement naturel à cette époque de l'année et qu'on les soumette au laboratoire à des interactions voisines de celles qui caractérisent la belle saison. Les résultats du transfert $20^{\circ} 8 \text{ h} \rightarrow 20^{\circ} 16 \text{ h}$ chez *Amathes c.-nigrum* montrent que l'on risque, en opérant de la sorte, de déclencher le déroulement d'un développement rapide dont l'action, par la suite, masquera celle d'un développement lent : cela signifie, le cas échéant, que l'on est en passe d'éliminer la diapause en ayant recours à un artifice qui court-circuite l'action du développement dit « de diapause ». Dans la mesure où l'on ne voudrait pas se borner à une étude superficielle du phénomène, le déroulement du développement rapide équivaut à un processus parasite dont les incidences viennent perturber totalement les résultats expérimentaux.

3. Aucun mécanisme n'intervenant chez *Amathes c.-nigrum* pour bloquer la croissance des larves en état de dormance, celle-ci est appelée « oligopause ». Si ce blocage avait lieu, il s'agirait d'une diapause au sens classique du terme. Il n'est pas impossible que ce dernier cas soit celui de telle ou telle autre espèce dont la diapause puisse s'expliquer par ailleurs, au plan des mécanismes fondamentaux, comme l'oligopause de *A. c.-nigrum*. Il est dangereux dans ces conditions de laisser entendre comme le font certains auteurs, qu'en matière de dormance chez les insectes, un type écologique déterminé correspond à un type physiologique donné.

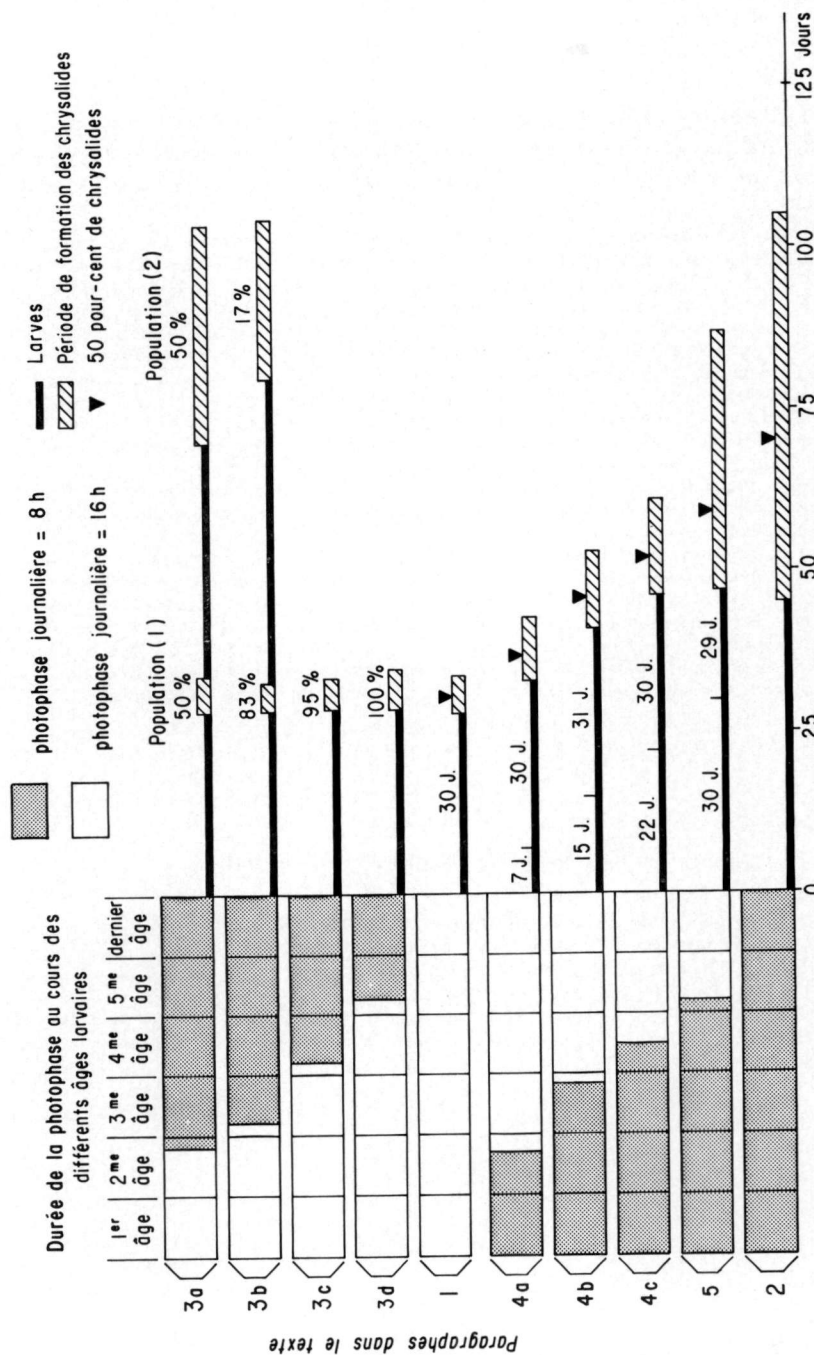


FIG. 1. — Influence des photophases de 16 h et de 8 h sur la durée du développement larvaire d'A. c.-nigrum

SUMMARY

INFLUENCE OF VARIOUS COMBINATIONS OF 8 AND 16 HOURS PHOTOPHASES
ON THE DEVELOPMENT AND GROWTH OF LARVAE OF *AMATHES C.-NIGRUM*
(LEP. NOCTUIDAE). OUTLINE OF THEORY CONCERNING TYPE OF DORMANCY

Larvae of *Amathes c.-nigrum* (Lep. Noctuidae), when subjected to the effect of short photophases, show an « oligopause » type of dormancy from the 4th instar. The caterpillars kept at 20°C throughout their life complete their morphogenesis in 45 to 120 days (average : 70 days) with 8 hr photophase ; and in 27 to 33 days (average : 30 days) with 16 hr photophase.

The caterpillars reared firstly at 20°C : 16 hr and then transferred to regime of 20°C : 8 hr either at 2nd, 3rd or 4th instar, in all the cases, some larvae develop in 30 days and others in 70 to 120 days. The caterpillars reared firstly at 20°C : 8 hr for the duration of 8, 15 or 22 days and then transferred to 20°C : 16 hr, pupate in 30 days after their transfer.

We bring forward a hypothesis according to which, in the caterpillars of *Amathes c.-nigrum*, two categories of development genetically programmed in relatively independent ways :

— morphogenic development — visible — ;
— two « physiological developments » — invisible — susceptible to develop the intermediates (notably the growth hormones) in the absence of which the morphogenic development can not be occurred in normal way.

The results obtained thus show the possibility of following interpretation. One of these physiological developments « L » occurs slowly and independent of the photoperiod as soon as the larval life is started. The other one « R » occurs as soon as the caterpillars are exposed to long photoperiod : R occurs therefore, rapidly and independent of « L ». Each type of these two physiological developments presents series of given criteria. The complete realization of one of these 2 series is necessary and sufficient so that the intermediates developed possibly give the entire programme of morphogenic development to which it is concerned as its definition.

- in one of the cases, 70 days on average after the start of larval life,
- in other case, 30 days after the start of exposition of larva to the long photoperiod.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CAYROL R., JOURDHEUIL P., MISSONNIER J., 1963. Mise en évidence d'un état de « diapause anticipée » chez certains insectes. *C. R. hebdomadaire. Séances Acad. Sci.*, Paris, **256**, 1850-1852.
- CAYROL R., 1972. Famille des Noctuidae, in *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture de BALACHOWSKY A. S.* Tome II, second volume, 1321-1325.
- MANSINGH A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, **103**, 983-1009.
- MÜLLER H. J., 1965. Problems der Insekten Diapause. *Verh. Zool. Ges. in Jena*, 1965. *Zool. Anz.*, **29**, Suppl. 192-222.

**BIOLOGIE DU PRÉDATEUR APHIDIPHAGE
BORIOMYIA SUBNEBULOSA (STEPHENS)
(NEUROPTERA, HEMEROBIIDAE) :
ÉTUDES AU LABORATOIRE
ET DANS LES CONDITIONS HIVERNALES
DU SUD-OUEST DE LA FRANCE**

J. P. LAFFRANQUE et M. CANARD

*Laboratoire d'Entomologie, Université Paul-Sabatier,
118, route de Narbonne,
31077 Toulouse Cedex*

RÉSUMÉ

On élève au laboratoire l'Hémérobe *Boriomyia subnebulosa* que l'on nourrit de pucerons. Le taux de survie est élevé :

1° si l'intensité lumineuse est faible (20-50 lux) ;

2° si la température est de 20°C. A 25°C, la mortalité larvaire précoce est importante, les adultes sont stériles. La longueur de la photophase n'influe pas sur la durée du développement pour lequel on ne constate aucun arrêt en jours courts ; toutefois dans ce dernier cas, les cocons formés sont plus lourds.

Élevé dans les conditions hivernales naturelles, *B. subnebulosa* se développe lentement, sans diapause. Si la température est inférieure à 6°C, il y a regroupement de la population à l'état de prénymphe. Tous les stades ont une bonne capacité de résistance au froid. Les adultes peuvent s'accoupler et pondre à basse température si la nourriture est suffisante.

Boriomyia subnebulosa (STEPHENS) est un Hémérobe de grande taille, se nourrissant aux dépens de proies diverses principalement de Pucerons pendant sa vie larvaire active ainsi qu'au stade adulte. Il fréquente dans la nature, de façon préférentielle, les arbustes et les buissons (NEW, 1967 a). Mais c'est une espèce vagabonde (LEWIS et TAYLOR, 1964) : les strates basses sont aussi visitées par les adultes et même occupées par les larves (NEW, 1967 b). Des plantes herbacées sauvages et des végétaux cultivés comme le Pois et la Pomme de terre lui permettent un développement complet (BANKS, 1952).

B. subnebulosa a une vaste aire de répartition. Il est présent d'Espagne en Scandinavie et de France en Asie centrale (MEINANDER, 1962), à Madère et aux Açores, au Maroc, ainsi qu'aux U. S. A. (TJEDER, 1960, 1963). De plus cet Hémérobe a de très larges possibilités d'adaptation puisqu'on le capture aussi bien au bord de la mer (NEW, 1968) qu'à une altitude atteignant 2 000 m (OHM, 1967).

Les estimations quantitatives de Névroptères sont rares. Dans celles dont on dispose, on constate qu'en Angleterre, *B. subnebulosa* est une espèce très commune. Elle représente, par exemple, 63 p. 100 des Hémérobies (soit 40 p. 100 de la totalité des Névroptères) hivernant sur le tronc des arbres en milieu forestier (NEW, 1967 *a*) ; elle est estimée à 51 p. 100 (NEW, 1967 *b*) ou à 88 p. 100 (BANKS, 1952) des Hémérobies capturés au piège à succion et à 42 p. 100 des Hémérobies récoltés au piège lumineux à vapeur de mercure (WARD, 1965). De même RABASSE (comm. pers.) la note comme constituant en Bretagne 45 p. 100 de la population d'Hémérobies dans des milieux cultivés. Par contre elle semble plus rare en Europe centrale où ZELENY (1963) la trouve en Tchécoslovaquie à 1,6 p. 100 parmi les Hémérobies récoltés par fauchage.

Le travail présenté ici concerne l'étude du développement de *B. subnebulosa*. La souche utilisée provient des bords de la Méditerranée (Cap d'Antibes) où elle a été récoltée en abondance sur du colza fortement infesté par *Myzus persicae* (SULZ.). On se propose, d'une part, de déterminer les caractéristiques biologiques de ce prédateur élevé au laboratoire et, d'autre part, de préciser son évolution dans les conditions naturelles pendant la saison hivernale.

ÉTUDE BIOLOGIQUE AU LABORATOIRE

A. — Méthode d'élevage

Les pucerons utilisés comme proies larvaires et imaginaires sont *M. persicae* et *Acyrtosiphon pisum* (HARRIS) obtenus au laboratoire sur fève *Vicia faba* L. Les adultes reçoivent en complément une pâtée de miel et de pollen. Les conditions d'ambiance sont les suivantes : la température est de $20 \pm 1^\circ\text{C}$, l'humidité relative va de 60 à 80 p. 100, l'éclairement est assuré par des tubes fluorescents. Deux durées de l'éclairement ont été utilisées : des jours longs (J.L.), soit 16 heures de lumière par jour, ou des jours courts (J.C.), soit 8 heures de lumière par jour. L'intensité lumineuse reçue au niveau des larves est réglée entre 20 et 50 lux par intercalation d'écrans de polyéthylène noir.

Dès l'éclosion chaque larve est introduite dans un tube de verre de 1 cm de diamètre et de 5 cm de haut, fermé à son extrémité par un petit tampon de coton hydrophile qui assure une aération suffisante et évite toute condensation néfaste au tissage du cocon. Le jour de la mue nymphale, l'animal est pesé avec son cocon ; il est ensuite déposé dans une boîte cylindrique en polystyrène cristal de 4,5 cm de diamètre et de 1,5 cm de hauteur dont le couvercle est muni d'une grille d'aération.

Une enceinte d'assez grande taille nous est apparue indispensable durant cette phase de la vie du prédateur ; à l'inverse d'un autre Hémérobe *Eumicromus angulatus* (STEPHENS) qui est capable de faire sa mue imaginaire dans un tout petit tube d'élevage ($< 1\text{ cm}^3$) (MIERMONT et CANARD, 1975), *B. subnebulosa* exige un plus grand espace ; la mortalité lors de la sortie des nymphes et de la mue imaginaire passe de 22 à moins de 5 p. 100 lorsqu'on déplace les cocons des tubes d'élevage larvaire (4 cm³) aux boîtes citées (24 cm³). Ainsi le taux de survie dans de telles conditions varie de 74 à 96 p. 100 suivant la qualité de l'alimentation larvaire (LAFFRANQUE, 1973).

Les adultes sont élevés individuellement ou par couples suivant les besoins de l'expérience, dans la boîte où a lieu la mue imaginaire. Une boulette de coton imbibée d'eau distillée tient lieu de source hydrique et assure l'humidification de l'ambiance. Plusieurs substrats permettent de recueillir les pontes : ce sont les grilles métalliques, le coton sec, la feutrine adhésive, la toile de jute, etc. De plus, la majorité des pontes se trouve sur le substrat proposé lorsque celui-ci est

présenté au plafond de la cage d'élevage. Il faut donc éviter que la femelle pondeuse dépose ses œufs entre les mailles de la grille d'aération, c'est-à-dire à l'extérieur de la cage. Pour cela nous utilisons un grillage à mailles très fines (inférieures à 0,25 mm) entre lesquelles les œufs ne peuvent pas passer ; en outre nous plaçons dans la cage un morceau de toile de jute qui s'est avéré avoir la texture la plus favorable au déclenchement de l'oviposition.

B. — Influence de l'intensité lumineuse sur la mortalité préimaginale

Des élevages préliminaires ont fait apparaître une mortalité très forte, sinon totale, durant la vie larvaire lorsque celle-ci se déroule sous une lumière provenant de tubes fluorescents de type « Blanc Industrie » et « Lumière du jour », dont l'intensité est supérieure à 3 000 lux. On a donc été amené à diminuer considérablement la lumière reçue par les larves au cours de leur développement. La figure 1 illustre la différence de sensibilité des divers stades à deux intensités lumineuses : 600 lux et 20 lux environ. Chaque lot contient 30 œufs pris en début d'embryogenèse et l'expérience est répétée deux fois. Afin d'éliminer les autres facteurs de mortalité, notamment ceux d'origine trophique, on a exprimé le rapport des taux de survie dans les deux ambiances lumineuses, toutes les autres conditions étant identiques.

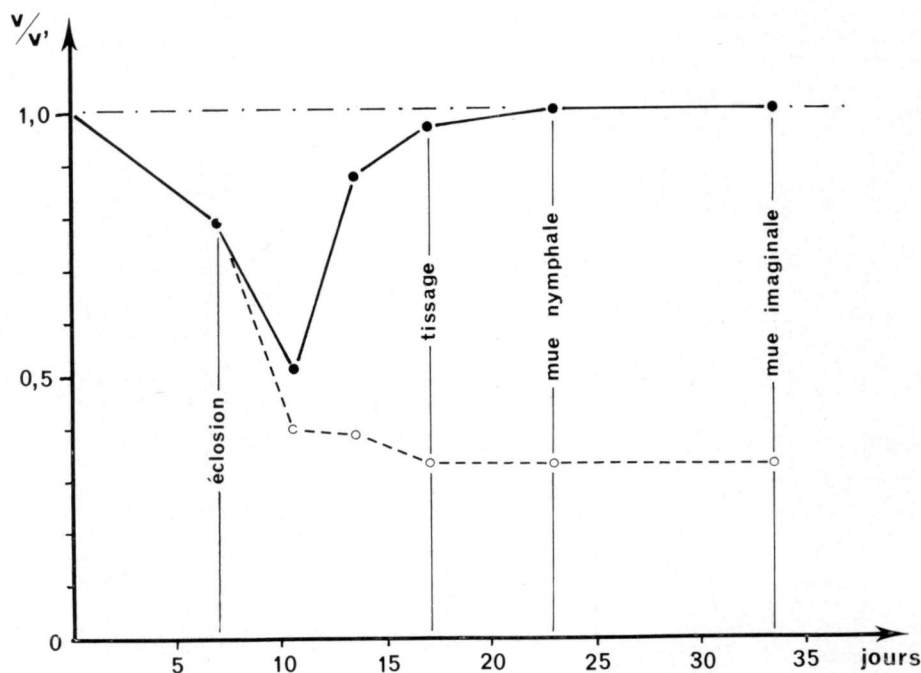


FIG. 1. — Rapport des taux de survie de *B. subnebulosa* élevé sous des intensités lumineuses de 20 lux (V') et de 600 lux (V)

— rapport stade par stade
 - - - - - rapport cumulé

On remarque que lorsque la lumière est vive, le taux de survie diminue fortement, au point qu'il subsiste en fin de développement 3 fois moins d'imagos que dans le lot faiblement éclairé. La mortalité se manifeste principalement pendant le dévelop-

pement embryonnaire et au début de la vie larvaire. A compter de la première mue, les larves restantes ne semblent plus manifester une grande sensibilité à ce facteur, à l'inverse de ce que constate MIERMONT (1973) pour *Eumicromus angulatus* qui ne supporte pas une forte luminosité durant la phase prénymphe.

C. — Caractéristiques biologiques en jours longs

Les principales caractéristiques de *B. subnebulosa* sont notées dans le tableau 1. On voit que la durée moyenne minimum d'une génération est de 38 jours, la vie larvaire prédatrice étant de 10 jours. La longévité imaginale est beaucoup plus importante, elle dépasse deux mois dans de nombreux cas, notamment pour les femelles. Durant toute cette période, à l'exception de la phase de maturation sexuelle qui précède l'accouplement, les femelles pondent régulièrement, à raison de plus de 20 œufs par jour. La ponte a lieu essentiellement pendant la nuit : les femelles déposent, pour un intervalle de temps identique, 4 fois plus d'œufs pendant la phase obscure que pendant la phase lumineuse.

TABLEAU I

Caractéristiques essentielles du développement, de la fécondité et de la fertilité de B. subnebulosa élevé à 20°C avec 16 heures de lumière par jour ; le prédateur est nourri avec M. persicae, régime complémenté avec miel et pollen pour les imagos
(moyenne $\pm$ écart-type ; entre crochets : les valeurs extrêmes de l'échantillon ; entre parenthèses : nombre d'individus)

Durée en jours	incubation		7,0 $\pm$ 0,6 (<i>n</i> = 45)
	premier stade		3,5 $\pm$ 0,1 (<i>n</i> = 43)
	deuxième stade		3,0 $\pm$ 0,3 (<i>n</i> = 43)
	troisième stade		3,5 $\pm$ 0,5 (<i>n</i> = 40)
	dans le cocon	prénympe	6,0 $\pm$ 0,5 (<i>n</i> = 40)
		nympe	10,5 $\pm$ 0,5 (<i>n</i> = 37)
	préoviposition		4,7 $\pm$ 1,0 (<i>n</i> = 12)
	Poids en mg	longévité imaginale	♂
♀			53 $\pm$ 15 (<i>n</i> = 7)
cocon		♂	5,1 $\pm$ 0,5 (<i>n</i> = 25)
		♀	6,2 $\pm$ 0,8 (<i>n</i> = 25)
Fécondité	Pendant les 20 premiers jours de ponte		424 $\pm$ 90 (<i>n</i> = 26)
Fertilité (%)	moyenne totale		1 045
	Nombre d'œufs embryonnés Nombre d'œufs pondus		[430 — 1 450] (<i>n</i> = 7)
			95
			[90 — 98] (<i>n</i> = 12)

D. — Influence des températures constantes élevées sur le développement

Le développement de *B. subnebulosa* est entravé par une température constante de 25 $\pm$ 0,5°C appliquée pendant la vie entière du prédateur. Bien que l'humidité relative de l'enceinte soit dans ce cas élevée (environ 90 p. 100) pour éviter une trop

rapide déshydratation, le potentiel biotique est amoindri (tabl. 2). Le taux de survie est faible ; la mortalité enregistrée stade par stade montre une particulière sensibilité à la chaleur du premier stade larvaire (23 p. 100 de mort) puis du stade prénymphal (11 p. 100). Par la suite, la durée de vie des imagos est réduite à moins du tiers de ce qu'elle est chez le témoin ; dans les deux cas, on ne note pas de différence significative entre les longévités des deux sexes qui manifestent donc une même incompatibilité à de telles conditions. De plus, aucun des couples formés dans le cas de la température élevée ne donne de descendance.

TABLEAU 2

Caractéristiques biologiques de B. subnebulosa élevé à 20°C ou à 25°C, avec 16 heures de lumière par jour et nourri exclusivement avec A. pisum à l'état larvaire et adulte

(moyenne $\pm$ écart-type ; entre parenthèses : nombre d'individus ;
NS : différence non significative au seuil de 5 p. 100)

Température d'élevage en °C		20	25
Nombre de larves à l'éclosion		50	44
Nombre de larves effectuant la première mue		48	34
Nombre de larves effectuant la deuxième mue		48	31
Nombres de larves tissant un cocon		48	28
Nombre de nymphes		48	25
Nombre d'imagos		48	25
Taux de survie général (%)		96	57
Durée du développement préimaginal en jours		32,0 $\pm$ 0,5	23,0 $\pm$ 0,7
Poids des cocons obtenus en mg	♂	NS	
		5,8 $\pm$ 0,7 (n = 17)	5,2 $\pm$ 0,8 (n = 8)
	♀	NS	
		7,0 $\pm$ 0,8 (n = 15)	6,6 $\pm$ 0,7 (n = 6)
Longévité imaginale en jours	♂	41 $\pm$ 15 (n = 8)	13 $\pm$ 6 (n = 12)
	♀	49 $\pm$ 21 (n = 6)	13 $\pm$ 10 (n = 10)

Ce prédateur est donc sensible aux températures constantes élevées. Précédemment RIVNAY (1943), dans une étude sur *Symphorobius amicus* NAVAS a mis en évidence une forte mortalité à haute température lors de l'élevage au laboratoire de cet Hémérobe coccidiphage. Toutefois, chez *S. amicus* la mortalité larvaire ne dépasse 30 p. 100 qu'au-delà de 28°C et la mortalité nymphale est faible (< à 15 p. 100) jusqu'à 35°C lorsque l'humidité relative est de 90 p. 100. *Eumicromus angulatus*, qui a été testé au laboratoire dans des conditions analogues à celles que l'on a utilisé pour *B. subnebulosa*, accuse une moindre sensibilité : à 25°C, la mortalité varie de 15 à 30 p. 100 et ne se manifeste qu'au début de la vie larvaire active ; si l'expérience se déroule à 30°C on obtient encore 54 p. 100 de cocons, mais alors aucun *Eumicromus angulatus* ne dépasse le stade nymphal (MIERMONT, 1973).

E. — Influence des courtes photopériodes sur le développement

L'étude de l'influence des courtes photopériodes sur le développement larvaire a été faite au laboratoire dans une enceinte éclairée 8 heures par jour et dans laquelle règne une température de $22 \pm 2^\circ\text{C}$. La différence d'une telle température avec les conditions accompagnant le lot témoin (16 heures de lumière par jour, $20 \pm 1^\circ\text{C}$) induit un raccourcissement de la durée de tous les stades. Les variations enregistrées sur l'ensemble des facteurs sont consignées dans le tableau 3.

TABLEAU 3

*Caractéristiques du développement préimaginal de B. subnebulosa
élevé dans des conditions de lumière et de température différentes*

(moyenne $\pm$ écart-type ; entre parenthèses : nombre d'individus ;

** : différence significative au seuil de 1 p. 100)

Conditions d'éclairement en heures de lumière par jour		16	8
Conditions thermiques en $^\circ\text{C}$		20 ± 1	22 ± 2
Nombre d'individus au départ		70	35
Durée en jours	incubation	$7,0 \pm 0,6$	$6,8 \pm 0,4$
	développement larvaire actif	$10,0 \pm 0,5$	$9,0 \pm 0,5$
	dans le cocon	$16,0 \pm 0,5$	$15,0 \pm 0,5$
Poids des cocons en mg	♂	$5,0 \pm 0,6$ (n = 38)	$6,1 \pm 0,7$ (n = 9)
	♀	$6,0 \pm 0,9$ (n = 23)	$7,7 \pm 1,0$ (n = 19)

On constate que la durée de la vie embryonnaire qui ne dépend que de la température subit un très léger raccourcissement (3 p. 100), néanmoins statistiquement non significatif. Parallèlement on note que le poids des nymphes dans leur cocon diffère d'une manière hautement significative. Cette importante variation (+ 22 p. 100 pour les mâles et + 28 p. 100 pour les femelles) ne peut être imputée ni à l'allongement du temps de développement puisqu'il diminue en moyenne de 1 jour, ni à l'élévation de température. Rappelons en effet qu'au cours des expériences citées précédemment (§ D), une augmentation de la température de 5°C n'a provoqué aucune modification statistiquement significative du poids des nymphes dans leur cocon. La seule importance relative de la durée de la phase lumineuse et de la phase obscure est donc à l'origine de ce phénomène.

Enfin on n'enregistre aucun arrêt dans le développement, à quelque stade que ce soit. L'accroissement de poids enregistré en jours courts ne pouvant être assimilé à une préparation du prédateur à une diapause, il semble plutôt être la conséquence d'un changement dans le comportement de prédation : l'activité essentiellement nocturne de *B. subnebulosa* peut laisser penser que ce prédateur absorbe plus de nourriture pendant la nuit que pendant le jour. Ainsi l'allongement de la phase obscure entraînerait une croissance pondérale plus importante.

ÉTUDE BIOLOGIQUE DANS LES CONDITIONS NATURELLES PENDANT LA SAISON HIVERNALE

Les ouvrages d'ASPÖCK et ASPÖCK (1964, 1969) laissent apparaître la faiblesse de nos connaissances sur les modes d'hibernation des Hémérobiides : parmi les 42 espèces dénombrées en Europe moyenne, 14 sont inconnues à ce sujet et 11 sont incertaines. Les autres espèces franchissent la saison froide sous des formes variées ; on peut trouver des œufs, par exemple ceux de *Boriomyia quadrifasciata* (REUT.), ou des larves libres de troisième stade comme chez *Symphorobius pygmaeus* (RAMBUR), ou des larves dans le cocon (prénymphes) comme chez *Hemerobius humulinus* L., ou des nymphes dans le cocon, comme chez *Hemerobius nitidulus* FABR., ou enfin des imagos comme c'est le cas pour *Eumicromus angulatus*.

En ce qui concerne *B. subnebulosa*, les auteurs considèrent qu'il subsiste à l'état de prénympe. Or nous avons pu capturer dans la région de Toulouse des adultes actifs en toutes saisons. Aussi avons-nous voulu préciser les possibilités de développement et de reproduction de cet Hémérobe dans les conditions hivernales.

A. — Méthode d'élevage et de travail

L'expérimentation effectuée sous un abri protégé du vent et de l'insolation directe, a été menée pendant deux hivers consécutifs. Durant le premier hiver, la température a été relativement clémente ; elle fut plus rigoureuse l'année suivante. Un thermomètre enregistreur, placé à proximité immédiate des boîtes d'élevage, fournit les caractéristiques microclimatiques indispensables à l'interprétation des résultats.

Les larves sont élevées individuellement ou en groupe de 250 environ qui sont alors réparties dans une boîte de polystyrène cristal de $170 \times 105 \times 75$ mm. Les adultes sont toujours élevés par couples comme au laboratoire. Les larves reçoivent en abondance une nourriture aphidienne adéquate et les adultes ont en outre à leur disposition le complément de miel et de pollen leur assurant les chances d'une reproduction normale (LAFFRANQUE, 1973). Lorsque l'expérimentation l'exige, les lots de larves ou les couples sont élevés à certaines périodes au laboratoire dans des conditions thermiques et photopériodiques constantes précisées dans les tableaux 4 et 5.

B. — Développement des stades préimaginaux : résultats et discussion

Six séries d'expériences ont été réalisées ; les résultats sont notés dans le tableau 4. On voit que dans tous les cas on aboutit à l'obtention d'imagos, sans l'interruption de développement qu'ont pu constater d'autres auteurs en d'autres circonstances. Ainsi LIPIKOW (1969), qui a étudié *B. subnebulosa* au laboratoire et dans les conditions naturelles du Nord-Ouest de l'Allemagne, conclut à l'existence d'une diapause prénymphale. Celle-ci est induite par les courtes photopériodes ; elle est de courte durée et se termine normalement dans le courant du mois de décembre. Cette interprétation ne correspond donc pas à ce que nous avons pu observer ici. En effet on a vu qu'une courte photopériode appliquée au laboratoire durant toute la vie larvaire n'induit aucun arrêt de développement. De même dans la nature, si la température est suffisamment élevée, le développement est continu (exp. 1) et il n'est retardé que si la température est particulièrement basse (exp. 2). Il en est de même au laboratoire, quelle que soit la durée de la lumière quotidienne (exp. 5 et 6). De plus un retour précoce (8-XI) des prénymphes hivernantes aux conditions thermiques du laboratoire provoque un développement immédiat à vitesse normale (cf. tabl. 1) en jours

TABLEAU 4

Caractéristiques du développement préimaginal de B. subnebulosa élevé dans diverses conditions

(moyenne $\pm$ écart-type ; entre parenthèses : température extérieure moyenne ;
entre crochets : conditions climatiques au laboratoire ; J.L. : 16 heures d'éclairement par jour ;
J.C. : 8 heures d'éclairement par jour. La flèche indique un transfert,
PN : au tissage du coton ; N : à la mue nymphale)

Expérience	Conditions d'élevage	Nombre d'individus	Durée en jours (température extérieure moyenne)				Date du début de l'expérience à l'extérieur	Date d'apparition des imagos
			incubation	développement larvaire actif	Dans le cocon			
					prénymph	nymph		
1	Extérieur,	30	24 ± 1 (8,5°C)	38 ± 1 (9°C)	15 ± 1 (11,5°C)	17 ± 1 (15°C)	20-XII	25-III
2	→ extérieur éclosion	élevage global		≥ 40 (8°C)	≥ 93 (4,5°C)	≥ 26	8-XI	16-IV
3	[20°C/J.L.] → extérieur N + 2 j	élevage global				≥ 50 (4°C)	13-XII	1-II
4	extérieur : → PN expérience 2	12			7,5 ± 2,5		8-XI	
		10			6,0 ± 1,0			
5	[20°C/J.L.] → [4°C/obscurité] PN + 2 j	élevage global			développement possible — durée non contrôlée			
6	[7°C/obscurité]	21	64	60	85			

TABLEAU 5

Caractéristiques biologiques imaginale de B. subnebulosa élevé dans diverses conditions

(entre parenthèses : température extérieure moyenne ;
entre crochets : conditions climatiques au laboratoire ;

J.L. : 16 heures d'éclairement par jour

Expérience	Conditions d'élevage avant transfert à l'extérieur	Exposition aux conditions extérieures	Nombre de couples	Ponte (température extérieure moyenne)	Nombre de femelles pondeuses	Durée de préoviposition en jours (température extérieure moyenne)	Fertilité (%)	Date du début de l'expérience à l'extérieur	Date du dépôt du 1 ^{er} œuf
7		dès le début de la vie larvaire	11	oui	8	20 ± 6 (15°C)	80	20-XII	14-IV
8	[20°C/J.L.]	3 jours après le début de la ponte	4	oui (3°C)	4		80	29-XII	
9	♂ [20°C/J.L.] ♀ [20°C/J.L.]	7 jours après l'émergence	4	oui	2	7-12 (2°C)	70	29-XII	5-I
10	♂ [20°C/J.L.] ♀ [20°C/J.L.]	dès l'émergence	8	oui	2	32-52 (3°C)	70	22-XII	23-I

courts comme en jours longs (exp. 4). On peut donc conclure à une simple quiescence thermique de *B. subnebulosa*, au moins pour la souche étudiée.

Une différence de réaction et de comportement à l'égard des changements de photopériode se rencontre chez nombre d'insectes et notamment chez la Chrysope *Chrysopa carnea* STEPH. Celle-ci entre en diapause imaginale, diapause dont la photopériode inductrice critique et l'intensité varient avec la latitude d'origine de la souche expérimentée (TAUBER et TAUBER, 1972); mais on sait aussi que cette espèce cosmopolite, écologiquement très diversifiée, existe sous forme de biotypes à développement continu indépendant de la photopériode d'élevage; c'est le cas de certaines souches italiennes (PRINCIPI et CASTELLARI, 1970). Il n'est donc pas étonnant de rencontrer en zone méditerranéenne des individus de *B. subnebulosa* ne manifestant pas d'aptitude à la diapause.

La valeur thermique inférieure qui permet le développement de *B. subnebulosa* est particulièrement faible, tant à l'état d'œuf qu'à l'état de larve active. A notre connaissance il n'existe pas de prédateur aphidiphage actif à de telles températures. A titre d'exemple, on peut citer le cas des larves de la Coccinelle *Adonia undecimnotata* SCHN. qui ne peuvent pas se développer au-dessous de 14°C (TREPANIER-BLAIS, 1972) et celles d'*Eumicromus angulatus* dont le développement complet est peu probable ou impossible à partir du mois de novembre pour lequel la température moyenne a été de 10°C (MIERMONT et CANARD, 1975). De même les larves de *Chrysopa perla* (L.) élevées à 13°C voient la durée des stades considérablement allongée; la mortalité dépasse dans ces conditions 35 p. 100 et on ne peut espérer élever une telle souche au-dessous de 10-11°C.

Si le seuil thermique de développement pour *B. subnebulosa* est bas, il semble de plus ne pas être exactement le même tout au long de la vie de l'insecte. L'expérience 2 montre un blocage de la population prénymphale que les retours au laboratoire permettent de localiser juste après le tissage du cocon (exp. 4). Par contre, l'expérience 5 dans laquelle les prénymphes âgées de 2 jours sont transférées à 4°C, aboutit à un développement nymphal. On peut donc penser qu'une fois le cocon tissé, la poursuite du développement exige un passage, de courte durée certes, à une température plus élevée estimée à 6 ou 7°C. Cette caractéristique amènerait dans la nature le regroupement d'une grande partie de la population hivernale à l'état de prénympe. Ce seuil critique passé, l'évolution, quoique lente, est réelle et continue, ce qui permet l'obtention d'imagos précoces tels que les notent KILLINGTON (1937) et NEW (1967 b).

Enfin il faut constater l'excellente résistance aux basses températures qu'a manifesté *B. subnebulosa*. Ainsi 96 p. 100 des œufs éclosent (exp. 1 et 6) et dans l'élevage individuel (exp. 1) le taux de survie larvaire est de 90 p. 100 et le taux de survie générale de 77 p. 100; on a même obtenu dans ce dernier cas des cocons de poids exceptionnel: $8,3 \pm 0,5$ mg pour ceux qui ont donné ultérieurement des femelles et $7,0 \pm 0,5$ mg pour ceux qui ont donné des mâles. Lors de l'année suivante (exp. 2), l'élevage global a subi la gelée 17 fois (température minimale — 4°C) pendant la vie larvaire; malgré ceci, le taux de survie larvaire ⁽¹⁾ a été de 54 p. 100, chiffre peu inférieur à celui que l'on a obtenu (63 p. 100) au même moment au laboratoire à une température de 20°C dans un élevage global témoin dont les conditions de confinement et d'alimentation sont identiques.

⁽¹⁾ Le taux de survie générale n'a pu être évalué car certains cocons ont accidentellement séjourné dans l'eau.

C. — *Évolution des imagos hivernants : résultats et discussion*

Afin de juger des possibilités d'évolution imaginale en hiver, quatre séries d'adultes ont été suivies à l'extérieur. Ces imagos proviennent d'élevages larvaires réalisés à l'extérieur (exp. 7) ou sont transférés depuis le laboratoire. Dans tous les cas, on observe que certaines femelles déposent des œufs embryonnés et qu'il n'y a pas d'arrêt caractérisé de la reproduction dû aux courtes photopériodes et aux basses températures (tabl. 5).

Lorsque la ponte est commencée au laboratoire (exp. 8) elle se continue à l'extérieur et ceci pendant plus de deux mois. Le nombre d'œufs déposés est toutefois réduit si l'on excepte ceux qui proviennent des ovocytes mûrs en totalité ou partiellement avant le transfert et qui sont déposés durant les premiers jours de l'expérience.

Lorsque des mâles et des femelles sont élevés séparément au laboratoire durant un temps supérieur de trois jours au temps moyen nécessaire à la maturation sexuelle (exp. 9), l'accouplement à l'extérieur est possible et la ponte d'œufs embryonnés a ensuite lieu. Il en est de même si la maturation sexuelle a entièrement lieu à l'extérieur (exp. 10) ; mais dans ce dernier cas le délai de préoviposition est fortement prolongé.

Le petit nombre de couples ayant subi les conditions hivernales ainsi que les températures très basses enregistrées lors de ces expériences ne permettent pas d'affirmer que la totalité de la population de *B. subnebulosa* évolue sans diapause imaginale. Néanmoins, il semble que seule l'exposition momentanée à une basse température a inhibé certains individus ; ceux-ci seraient donc en quiescence ou ralentis dans leur évolution au point que la ponte n'a pas lieu durant l'expérience. Ainsi, les six couples de l'expérience 10 qui ne pondent pas ont cependant manifesté une activité sexuelle non nulle ; deux des femelles disséquées après deux mois de séjour au froid présentent dans chaque ovaire des ovocytes différenciés, chose qui n'existe jamais au moment de l'émergence. Enfin les quatre autres couples ramenés au laboratoire après être restés 60 jours à l'extérieur, pondent au bout de 5 jours passés à 20°C, soit après un temps normal de préoviposition à cette température (cf. tabl. 1).

CONCLUSION

B. subnebulosa est un prédateur dont l'activité est essentiellement nocturne, il craint une trop vive luminosité et des températures élevées. L'absence d'arrêt de développement larvaire en hiver, ainsi que l'absence de diapause pour une partie ou la totalité de la population imaginale, le classent à part dans les Névroptères. Sa remarquable adaptation aux basses températures à tous les stades le prédispose à des emplois particuliers, tels que la lutte antiaphidienne en serres froides. De plus son exceptionnelle capacité de résistance au froid, tant pendant l'embryogenèse que pendant sa vie prénymphale, doivent permettre d'élaborer une méthode de stockage avec un taux de survie intéressant et pendant une longue durée comme on a pu le faire avec les cocons de *Ch. perla* (CANARD, 1971).

Reçu pour publication en mars 1975.

SUMMARY

BIOLOGY OF THE APHIDOPHAGOUS PREDATOR *BORIOMYIA SUBNEBULOSA*
(STEPHENS) (NEUROPTERA, HEMEROBIIDAE) : LABORATORY EXPERIMENTS
AND STUDIES IN NATURAL WINTER CONDITIONS OF THE SOUTH WEST OF FRANCE

A mediterranean strain of the brown lacewing *Boriomyia subnebulosa* (STEPHENS) is reared at 20°C in laboratory where it feeds on aphids. The preimaginal development is led in good conditions of survival only if the rearing light has weak intensity (20-50 lux) ; in a bright light, a heavy mortality appears during the incubation period and in the course of the first larval stage (fig. 1). Correct cocooning occurs if the larva has points of support for weaving and if there is no condensation.

The predatory larval development requires a mean of 10.5 days. The imaginal longevity is important and ranges between 1.5 and 2 months. Egg-laying is regular : it starts about 5 days next to emergence and occurs the whole life with more of 20 eggs/day/female. The mean number of eggs per female is 1,045 (it reaches 1,450), fertility is good (95 p. 100 of eggs with embryo) (table 1).

An uniform temperature of 25°C decreases greatly the survival rate (from 96 p. 100 to 57 p. 100), brings over 13 days the imaginal mean longevity and forbids viable progeny (table 2).

The studied breed is devoid of any break in its development when reared under short days (8 hours of light by 24 hours). However, in this condition, the cocoons are significantly heavier than in long days (16 h/24 h) (table 3).

In the natural conditions of winter, *B. subnebulosa* develops slowly but without diapause. All stages endure cold. After cocoon weaving, the requisite temperature for development going after is slightly more elevated (6-7°C) than in other stages ; this characteristic entails a regrouping in the prepupal stage for overwintering population during the cold period. When the imagoes overwinter, mating, vitellogenesis and oviposition occur if they receive a suitable food.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASPÖCK H., ASPÖCK U., 1964. Synopsis der Systematic, Ökologie und Biogeographie der Neuropteren Mitteleuropas im Spiegel der Neuropteren-Fauna von Linz und Oberösterreich, sowie Bestimmungsschlüssel für die mitteleuropäischen Neuropteren. *Naturk. Jahrb. Linz*, 128-282.
- ASPÖCK H., ASPÖCK U., 1969. Die Neuropteren Mitteleuropas. *Naturk. Jahrb. Linz*, 17-68.
- BANKS C. J., 1952. An analysis of captures of Hemerobiidae and Chrysopidae in suction-traps at Rothamsted. July 1949. *Proc. R. entomol. Soc. Lond. (A)*, **27**, 45-53.
- CANARD M., 1971. Les possibilités de conservation de longue durée des cocons d'un prédateur aphidiphage : *Chrysopa perla* (L.) (Neuroptera, Chrysopidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **3**, 373-377.
- KILLINGTON F. J., 1937. *A monograph of the British Neuroptera*. Ray Soc. édit., **123**, 1-306.
- LAFFRANQUE J. P., 1973. *Biologie du prédateur aphidiphage Boriomyia subnebulosa* (STEPHENS) (Neuroptera, Hemerobiidae) et influence de l'alimentation sur son potentiel de multiplication. Thèse Doc. Ing., Toulouse, **395**, 1-94.
- LEWIS T., TAYLOR L. R., 1964. Diurnal periodicity of flight by insects. *Trans. R. entomol. Soc. Lond.*, **116**, 393-469.
- LIPKOW E., 1969. Cynipoidea und Ichneumonidae (Hym.) als Parasiten von *Boriomyia subnebulosa* (STEPH.) (Neuroptera, Hemerobiidae). *Entomophaga*, **14**, 229-241.
- MEINANDER M., 1962. The Neuroptera and Mecoptera of eastern Fennoscandia. *Fauna fenn.*, **13**, 1-96.
- MIERMONT Y., 1973. *Étude au laboratoire de l'alimentation d'un prédateur aphidiphage : Eumicromus angulatus* (STEPH.) (Neuroptera, Hemerobiidae). Thèse Doc. Ing., Toulouse, **374**, 1-103.
- MIERMONT Y., CANARD M., 1975. Biologie du prédateur aphidiphage *Eumicromus angulatus* (STEPHENS) (Neuroptera, Hemerobiidae) : études au laboratoire et dans le Sud-Ouest de la France. *Entomophaga*, **20** (2), 179-191.
- NEW T. R., 1967 a. Trap-banding as a collecting method for Neuroptera and their parasites and some results obtained. *Entomol. Gaz.*, **18**, 37-44.

- NEW T. R., 1967 b. The flight activity of some British Hemerobiidae and Chrysopidae as indicated by suction-trap catches. *Proc. R. entomol. Soc. Lond. (A)*, **42**, 93-100.
- NEW T. R., 1968. The dispersal of insects across sandy beaches, with special reference to larvae of Neuroptera. *Entomol. Gaz.*, **19**, 119-125.
- OHM P., 1967. Zur Kenntnis der Gattung *Boriomyia* BANKS 1905 (Neuroptera, Hemerobiidae). *Reichenbachia*, **8**, 227-246.
- PRINCIPI M. M., CASTELLARI P. L., 1970. Ibernamento e diapausa in alcune specie di Crisopidi (Insecta, Neuroptera) viventi in Italia. *Atti Accad. Sci. Ist. Bologna*, série XII, **7**, 75-83.
- RIVNAY E., 1943. A study of the efficiency of *Symphorobius amicus* NAVAS in controlling *Pseudococcus citri* RISSO in Palestine. *Bull. Soc. Fouad 1^{er} Entomol.*, **27**, 57-77.
- TAUBER M. J., TAUBER C. A., 1972. Geographic variation in critical photoperiod and in diapaue intensity of *Chrysopa carnea* (Neuroptera). *J. Insect Physiol.*, **18**, 25-29.
- TJEDER B., 1960. Neuroptera from Newfoundland, Miquelon and Labrador. *Opusc. entomol.*, **25**, 146-149.
- TJEDER B., 1963. On the Neuroptera of the Azores. *Bol. Mus. munic. Funchal*, **17**, 5-9.
- TREPANIER-BLAIS N., 1972. *Étude quantitative et qualitative des besoins alimentaires chez un prédateur aphidiphage*: *Adonia undecimnotata* SCHN. (Coleoptera, Coccinellidae). Thèse Doc. Univ., Nice, 1-145.
- WARD P. H., 1965. Some Ephemeroptera, Neuroptera and Trichoptera collected by mercury vapour light trap in a Hertfordshire garden. *Entomol. Gaz.*, **16**, 169-174.
- ZELENY J., 1963. Hemerobiidae (Neuroptera) from Czechoslovakia. *Acta Soc. entomol. Čech.*, **60**, 55-67.
-

INFLUENCE DE LA FORME ET DE LA DIMENSION DE PIÈGES A EAU COLORÉS EN JAUNE SUR LES CAPTURES D'INSECTES DANS UNE CULTURE DE CAROTTE. CAS PARTICULIER DES DIPTÈRES

E. BRUNEL et J. M. RABASSE*

avec la collaboration technique de Y. BLOT

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,
Centre de Recherches de Rennes, E. N. S. A., I. N. R. A.,
65, route de Saint-Brieuc,
35042 Rennes Cedex*

** Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches d'Antibes, I. N. R. A.,
37, boulevard du Cap,
06602 Antibes*

RÉSUMÉ

La méthodologie de l'échantillonnage est d'une grande importance dans l'étude des populations animales. La technique des pièges à eau, colorés en jaune, pose un certain nombre de problèmes d'interprétation. Les variations obtenues dans les captures d'insectes au moyen de pièges ronds et de pièges carrés de différentes dimensions placés au sol, dans une culture de carotte, sont présentées. A surface égale, les pièges ronds capturent davantage d'insectes que les pièges carrés. L'analyse des captures d'insectes appartenant à différents groupes taxonomiques est faite. Chez les Diptères, plusieurs cas sont détaillés. Pour les deux espèces *Psila rosae* et *Hyalemyia cilicrura* la loi de variation des captures en fonction de la dimension du côté du piège est identique. L'influence de la taille des pièges sur l'indice de diversité est examinée ; il croît en fonction du nombre d'insectes capturés et avec la taille des pièges.

INTRODUCTION

L'étude d'un insecte d'une espèce donnée ou de l'ensemble de la faune d'un biotype implique en général l'observation de populations aériennes. Dans un grand nombre de cas en effet, les larves sont relativement sédentaires et en relation

étroite avec le milieu, tandis que les adultes ailés constituent le stade de dispersion et répondent à des stimulus, qui ne sont pas immédiatement liés à la survie de leur descendance. Des méthodes d'étude et des techniques de prélèvement différentes sont mises en œuvre pour étudier ces deux périodes de la vie des insectes ; les unes concernent le végétal, le sol, etc., les autres le milieu aérien. Les prélèvements de faune aérienne répondent aussi à d'autres motivations que l'étude de la phase de dispersion des insectes adultes et de la contamination des cultures. A ce stade, en effet, l'abondance des insectes est minimale et l'on peut considérer qu'il s'agit du bon moment pour évaluer la population d'une espèce donnée, alors que tous les facteurs de mortalité ont joué leur rôle sur la génération considérée. D'autre part, il semble plus simple de faire porter les comparaisons entre espèces et les études globales sur un milieu relativement homogène sur une vaste surface, que sur une variété de niches écologiques qui souvent nécessiteraient l'utilisation de méthodes d'échantillonnage différentes.

Deux grandes orientations ont été prises par les écologistes qui s'intéressent à la faune aérienne :

— les uns ont cherché à procéder à un véritable échantillonnage du milieu aérien en capturant les animaux qui se déplacent librement dans leur habitat naturel. Les pièges utilisés sont parfois assez spécifiques (« fenêtres à scolytes »). Dans la majorité des cas cependant, ils visent à être aussi peu sélectifs que possible : c'est le cas des différents types de filets et du piège à succion de Johnson et Taylor.

— d'autres ont utilisé des pièges attractifs. Les attractifs peuvent être artificiels (pièges lumineux et colorés), ou correspondre à un comportement normal (piège sexuel contenant des femelles vierges). La plupart du temps cependant, il est clair que l'attraction n'est pas un phénomène simple et qu'elle fait intervenir un nombre important de paramètres.

Une grande prudence doit donc présider à l'interprétation des résultats obtenus à l'aide de pièges attractifs.

Les caractéristiques pratiques d'utilisation de ces différentes méthodes sont de la plus haute importance. En effet, ce sont elles, qui, en général, déterminent le choix de tel ou tel type de piège. Le grand succès du piège jaune, qui fait l'objet de cette étude, vient du fait qu'il est très peu coûteux, utilisable n'importe où et qu'il garantit un bon état des insectes avec des manipulations réduites au minimum (LE BERRE et ROTH, 1969). Employé tout d'abord pour la capture des aphides (BROADBENT, 1948 ; MOERICKE, 1951, etc.), son utilisation a été étendue aux Coléoptères (ANKERSMITH et NIEUKERKEN, 1955 ; FRITZSCHE, 1956, etc.), aux Diptères (PFANNSTIEL, 1959 ; MAYER, 1961 ; SOUTHWOOD *et al.*, 1961 ; MOREAU, 1963, etc.), aux Thysanoptères (LEWIS, 1959 ; BECKMANN, 1969 ; WALKER, 1974). On sait cependant fort peu de choses de son mode d'action sur le comportement des insectes. ROTH (1971) discute du rôle attractif de l'eau pour certaines espèces ; BRUNEL et LANGOUET (1970) suggèrent que l'attractivité est liée au rapport des intensités lumineuses diffusées par le piège dans deux longueurs d'ondes (5 600 et 4 600 Å). Ce ne sont là que de premières approches. Il est vraisemblable que le piège jaune intègre une ou plusieurs phases comportementales, mais il n'est évidemment pas aisé de le montrer clairement.

Par contre, il est d'observation courante que les captures varient considérablement selon les conditions de piégeages. Devant la large utilisation du piège jaune

et les difficultés d'analyse de son attractivité, il semble raisonnable de préciser l'influence de ces conditions de piégeage sur les captures. On peut ainsi espérer, d'une part, standardiser, voire rendre optimales les caractéristiques du piège, d'autre part, analyser de façon indirecte son mode d'action et ainsi estimer la justesse avec laquelle il rend compte des populations des différents groupes. L'influence du niveau auquel est placé le piège (CHAUVIN et ROTH, 1966, ROBERT, RABASSE et ROUZE-JOUAN, 1974 ; A'BROOK, 1973) et de la phénologie du substrat végétal (BRUNEL, 1971) a déjà été abordée. Nous nous attachons, dans le présent travail, à étudier la variation des captures d'insectes, et en particulier de Diptères, en fonction de la forme et de la surface des pièges jaunes, choisis dans une large gamme de dimensions.

I. — CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

A. — Cultures

Les expériences ont été réalisées en Bretagne dans des cultures de carottes variété « Nantaise améliorée » semées au printemps. Nous avons ainsi coïncidence entre le stade 4 feuilles et le maximum du premier vol des insectes infodés à cette plante (BRUNEL, 1971). Les rangs sont espacés de 40 cm de sorte que le sol reste visible pendant toute la durée du piégeage.

B. — Dispositifs de piégeage

Tous les pièges, peints en « jaune bouton d'or » ⁽¹⁾ avant chaque expérience, étaient remplis d'eau additionnée de quelques gouttes de mouillant (Teepol) jusqu'à 2 cm du bord supérieur et placés à même le sol. Le modèle utilisé dans nos études sur la biologie de la Mouche de la Carotte (BRUNEL *et al.*, 1971) a servi de référence : il s'agit d'une boîte de 10 cm de diamètre ($\varnothing$ 10), 5 cm de hauteur, en polystyrène transparent, peinte à l'intérieur. On les considère comme étant de la même couleur à l'intérieur et à l'extérieur.

Dans le premier essai en 1968, à la Poultière (Ille-et-Vilaine), nous avons juxtaposé 3, 6, 9 et 12 de ces pièges pour former des figures se rapprochant le plus possible d'un cercle, selon un dispositif bloc à 6 répétitions.

En 1970, à Saint-Marcen, nous comparions les captures de cinq séries de pièges carrés de 5, 10, 20 40 et 60 cm de côté, du 22 mai au 17 juin.

Du 19 mai au 24 mai 1972, à Rennes, nous adoptions le même nombre de répétitions qu'en 1970, le piège de 60 cm de côté était enlevé du dispositif et des pièges ronds de 10 et 15 cm de diamètre ajoutés.

Également à Rennes, du 4 au 14 juin 1973, dans quatre répétitions, nous comparions la série complète des pièges carrés précédemment utilisés, auxquels on avait ajouté un piège de 30 cm de côté, et trois pièges ronds de 10, 15 et 25 cm de diamètre.

Dans ces essais :

- les pièges ronds de 10 et de 15 cm de diamètre ($\varnothing$ 10 et $\varnothing$ 15) en polystyrène transparent, donc jaune à l'intérieur comme à l'extérieur ;
- les pièges $\varnothing$ 10 b et $\varnothing$ 15 b étaient identiques mais avaient reçu une première couche de peinture blanche, l'intérieur était donc jaune et l'extérieur blanc ;
- les pièges de $\varnothing$ 25 en polystyrène ocre étaient peints intérieurement en jaune ;
- les pièges carrés étaient en PCV gris, sauf le piège de 30 cm qui était en PCV ocre ; tous avaient 5 cm de hauteur et étaient peints uniquement à l'intérieur.

C. — Implantation des essais et conditions météorologiques

Les conditions météorologiques sont résumées dans la figure 1. Elles correspondent aux données des postes les plus proches des lieux de piégeage. En 1968 et 1970, dans la région du

(1) Marque Ripolin, réf. 514 maximum de diffusion pour une longueur d'onde de 5 800 Å.

Mont Saint-Michel, il s'agissait des températures relevées à Cancale, de la pluviométrie de Dol de Bretagne et de l'ensoleillement de Pleurtuit. En 1972 et 1973, le poste de l'E. N. S. A. de Rennes était à 20 mètres des dispositifs d'essai.

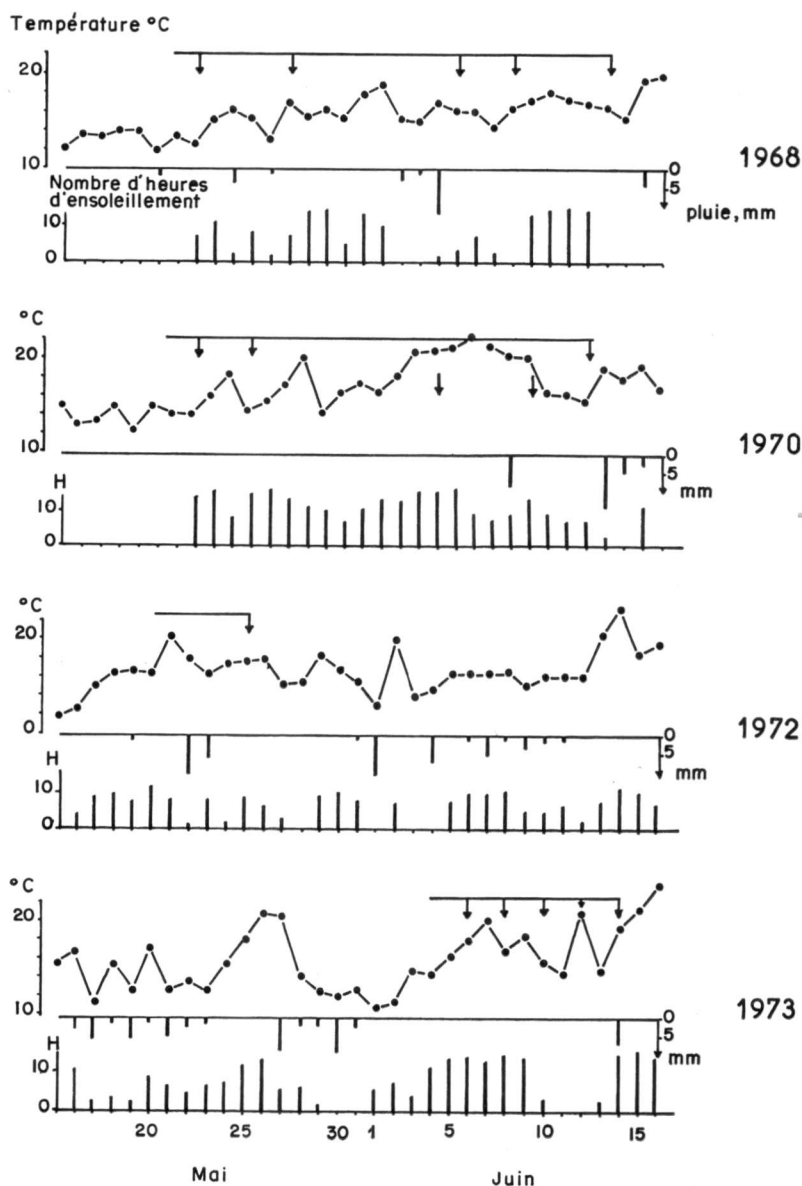


FIG. 1. — Conditions météorologiques en 1968 et 1970 dans la région du Mont-Saint-Michel : température de Cancale, pluie de Dol de Bretagne et ensoleillement de Pleurtuit, et en 1972 et 1973 à Rennes (Poste météorologique de l'E. N. S. A. R.). Les flèches indiquent les périodes et les dates de relevés des pièges.

En 1968, le temps était relativement frais avec un ensoleillement en général déficitaire par rapport à la moyenne. La parcelle située à la Poultière près de Saint-Marc (Manche) étant sur le coteau orienté au sud à l'abri des vents. Elle était de plus entourée de talus boisés. Les pièges

étaient disposés sur la partie la plus ensoleillée pendant les périodes d'activité de *Psila rosae* FABR. et de *Cavariella aegopodii* SCOP.

En 1970, les pièges étaient placés dans une parcelle des polders de Saint-Marcen, à 50 mètres d'une haie située au nord, les autres côtés ne présentant pas de talus. Nous avons eu une période fortement ensoleillée avec des vents modérés et des températures variables pendant la fin du mois de mai. Le temps s'est maintenu avec des passages nuageux plus abondants et quelques pluies en fin de période de piégeage.

En 1972 et 1973, les essais ont été effectués à Rennes au même emplacement dans le jardin du laboratoire. En 1972 le temps a été très homogène avec un ensoleillement faible à moyen et deux jours de pluie ; les vents étaient modérés. En 1973 les conditions de température ont été très variables avec un ensoleillement fort au début du piégeage, nul les 11 et 12 juin. Les vents étaient faibles pendant toute la période.

D. — Insectes identifiés

En 1968, nous avons uniquement relevé les captures de *P. rosae* et *C. aegopodii*. De même, en 1970, seul *P. rosae* a été observé. Par contre, en 1972 et 1973 tous les insectes capturés ont été prélevés, puis triés à l'ordre ou à la superfamille pour les Homoptères. La totalité des Diptères Brachycères et des Aphides ont été déterminés à l'espèce. L'examen des captures de pucerons est présentée par ailleurs (RABASSE *et al.*, 1975).

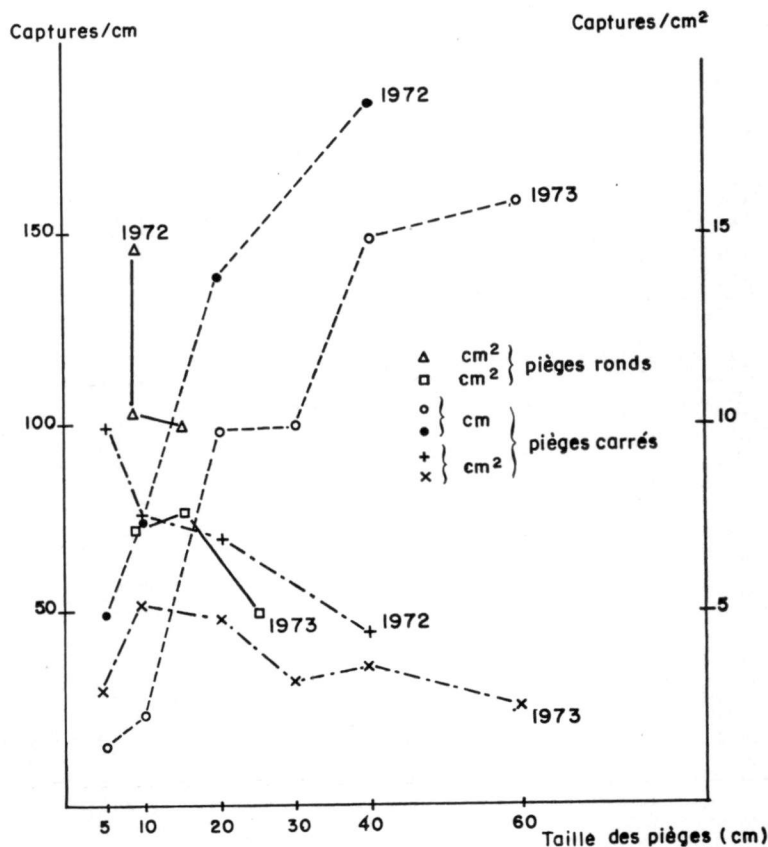


FIG. 2. — Captures totales par unité de surface et par unité de longueur des différents pièges ronds et carrés à Rennes en 1972 et 1973

TABLEAU I

*Pourcentage des différents groupes d'insectes dans chaque type de piège en 1972 et 1973
dans une culture de carotte*

	Pièges ronds					Pièges carrés					
	Ø 10 b	Ø 15 b	Ø 10	Ø 15	Ø 25	5 x	10 x	20 x	30 x	40 x	60 x
<i>1972</i>											
Nématocères ...	19,3	22,4	17,9			41,4	15,0	31,1		27,7	
Brachycères	28,8	14,2	21,1			25,1	24,3	12,4		9,2	
Diptères	48,1	36,6	39,0			66,5	39,3	43,5		36,9	
Hyménoptères .	0,9	0,8	1,5			1,2	1,1	1,1		2,0	
Coléoptères.....	0,6	0,5	0,5			1,6	0,4	0,9		1,2	
Lépidoptères ...	—	0,1				—	0,2				
Aphides	49,6	60,7	57,4			30,6	57,9	52,2		55,5	
Aleurodes	0,1	—				—	—	—		0,1	
Psylles	—	0,1				—	—	0,2		0,6	
Cicadelles	—	0,1	0,2			—	—	—		0,1	
Homoptères ...	49,7	60,9	57,6			30,6	57,9	52,4		56,3	
Hétéroptères ...	—	—	0,1			—	—	0,1		0,1	
Psocoptères	—	3				—	—	—		—	
Thysanoptères .	—	—	0,7			—	0,1	0,1		0,3	
Nbre d'insectes capturés	817	1 775	1 144			251	757	2 807		7 459	
<i>1973</i>											
Nématocères ...			10,4	12,3	15,2	10	13,5	16,3	20,9	22,7	24,4
Brachycères			37,5	28,0	20,5	42,5	34,7	24,4	23,7	20,1	22,1
Diptères			47,9	40,3	35,7	52,5	48,2	40,7	44,6	42,8	46,5
Hyménoptères .			7,4	5,8	6,3	5,0	5,2	6,5	6,9	7,3	7,1
Coléoptères.....			2,6	2,5	2,9	3,7	2,2	2,5	4,9	2,9	2,9
Lépidoptères ...			—	0,1	0,1	—	—	0,2	0,1	0,1	0,1
Aphides			35,6	43,1	43,0	30,0	34,4	38,2	31,5	31,7	27,9
Aleurodes			—	—	—	—	—	—	—	—	—
Psylles			0,1	0,5	0,3	—	0,4	0,3	0,2	0,2	0,2
Cicadelles			0,7	0,8	0,8	1,2	0,5	0,6	0,8	0,5	0,6
Homoptères ...			36,4	44,4	44,1	31,2	35,3	39,1	32,5	32,4	28,7
Hétéroptères ...			—	0,1	0,3	—	0,4	—	0,2	0,2	0,2
Psocoptères			—	—	0,1	—	—	—	—	0,1	—
Thysanoptères .			3,9	5,3	8,9	6,2	6,9	8,9	7,5	9,9	11,3
Nbre d'insectes capturés			563	1 359	2 425	80	531	1 978	3 053	6 014	9 729

2. — ANALYSE GLOBALE DES CAPTURES

A. — Captures totales et grands groupes d'insectes

a) Captures totales.

Le tableau 1 présente pour les différents types de pièges le pourcentage des différents groupes d'insectes capturés, à savoir : Diptères (séparés en Nématocères et Brachycères), Hyménoptères, Coléoptères, Lépidoptères. Homoptères (séparés en Aphides, Psylles, Aleurodes et Cica-delles), Hétéroptères, Psocoptères et Tysanoptères. L'essentiel des captures est constitué par les Diptères et les Aphides pendant les périodes d'observation au cours des deux années. Les Hyménoptères, les Coléoptères et les Thysanoptères ont été plus abondants en 1973 qu'en 1972. Les autres ordres sont très faiblement représentés.

Les captures moyennes par jour (5 jours en 1972 et 10 jours en 1973), sont très largement plus basses (rapport de 1 à 4) en 1973 qu'en 1972. Le pourcentage de chaque groupe d'insectes capturés est assez variable selon le type de piège utilisé. Pour comparer les captures globales selon la taille des pièges, plusieurs approches peuvent être envisagées. Les deux hypothèses qui viennent en premier à l'esprit sont les suivantes :

- le nombre des captures est proportionnel à la surface et les captures sont ramenées à une unité commune : le centimètre carré ;
- le nombre d'insectes est fonction d'une unité de longueur : le diamètre pour les pièges ronds et le côté pour les pièges carrés (fig. 2).

Pour les pièges ronds, la comparaison des couples de pièges $\varnothing 10$ b et $\varnothing 15$ b en 1972 et $\varnothing 10$ et $\varnothing 15$ en 1973 montre que les captures augmentent d'une manière analogue entre ces deux tailles (tabl. 1). On notera cependant en 1972 l'effet dépressif apporté par l'adjonction d'une couleur claire sur le bord extérieur du piège $\varnothing 10$ b par rapport au piège de $\varnothing 10$. Dans les deux essais, les captures ramenées à l'unité de surface (fig. 2) sont très voisines pour les pièges de $\varnothing 10$ et $\varnothing 15$ pour chaque couleur extérieure.

Pour les pièges carrés, nous avons une série complète de pièges depuis la plus petite dimension (25 cm²) jusqu'à la taille maximale utilisée jusqu'à présent dans les pièges à eau colorés (3 600 cm²). Les captures augmentent régulièrement dans les pièges de 5 à 60 cm de côté. L'examen des résultats ramenés à une unité de longueur, fait apparaître un découpage en palier de la réponse en 1973 (5 et 10, 20 et 30, 40 et 60, fig. 2), alors que la courbe est régulière en 1972. Les captures par unité de surface en 1972 comme en 1973 diminuent au fur et à mesure que la taille augmente, sauf pour le piège de 5 cm de côté en 1973.

La comparaison des pièges ronds par rapport aux pièges carrés est en faveur des premiers si l'on recherche un rendement maximum en nombre d'insectes par unité de surface.

Nous avons été amenés à émettre en outre l'hypothèse suivante : au lieu de comparer les différences entre les pièges, nous examinons les captures exprimées non en nombre d'insectes mais en taux d'accroissement ; c'est-à-dire en établissant le rapport des captures du piège de taille supérieure sur les captures du piège de taille inférieure. Ce rapport est en liaison avec le rapport d'augmentation des surfaces de pièges. Pour les pièges carrés en 1972 et 1973 nous

avons recherché la relation entre $\frac{C_n}{C_m}$ et $\frac{S_n}{S_m}$ où C représente les captures et S la surface du piège.

En reprenant les données des captures totales du tableau 1 pour les différentes tailles de pièges nous obtenons une relation du type $\frac{C_n}{C_m} = \left(\frac{S_n}{S_m}\right)^a$ représentée en échelle logarithmique sur la figure 3. La corrélation pour les deux années est bonne $r = 0,99$ et $0,92$, cependant les pentes sont différentes $0,90$ et $0,34$ respectivement en 1972 et 1973 en échelle normale, $0,59$ et $0,46$ en échelle logarithmique.

b) Captures de différents groupes d'insectes.

L'analyse des réponses obtenues pour les différents groupes d'insectes en 1972 et 1973 est représentée sur le graphique 4. L'allure générale des courbes de réponses des différents groupes est très semblable pour les pièges ronds ou pour les pièges carrés. Nous avons été amenés (tabl. 2) à tester l'égalité des captures par unité de surface pour les différents groupes d'insectes par le test non paramétrique de KRUSKAL et WALLIS (1952).

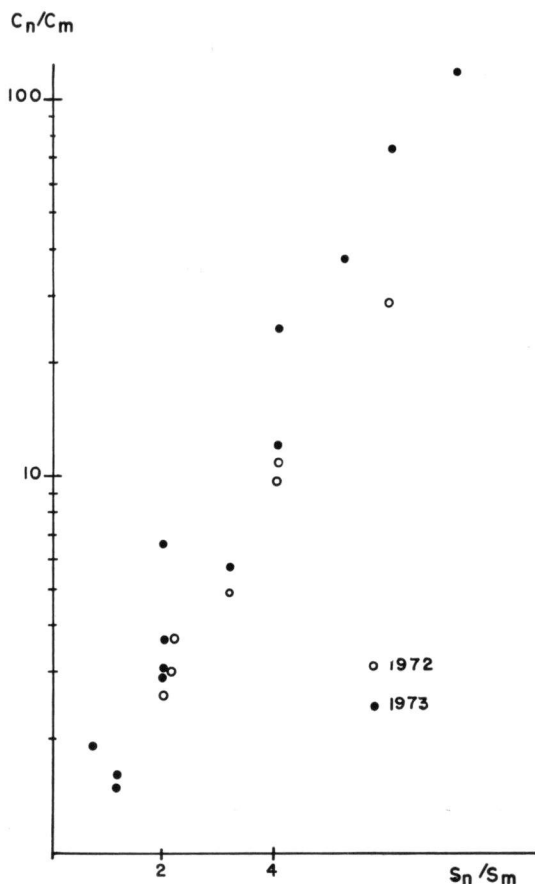


FIG. 3. — Relation entre le rapport des captures totales C_n/C_m et le rapport des surfaces des pièges S_n/S_m en coordonnées bi-logarithmiques pour les pièges carrés à Rennes en 1972 et 1973

1. Diptères Nématocères.

Les pièges ronds de plus grandes dimensions capturent le plus de Nématocères. Le nombre de captures par unité de surface est à peu près constant en 1972, mais non en 1973. Les captures exprimées par rapport au diamètre ont donc tendance à croître linéairement en même temps que ce dernier.

Le nombre de Nématocères capturés dans les pièges carrés, ainsi que le nombre de captures par unité de longueur augmente avec la taille de ceux-ci. Une seule exception existe pour les plus petits pièges en 1972 où les captures ont été très hétérogènes. Le nombre des captures par unité de surface augmente régulièrement en fonction de la taille du piège en 1973 sauf pour le piège de 30 cm et le piège de 60 cm ; alors qu'en 1972 nous avons une grande hétérogénéité.

2. Diptères Brachycères.

Nous pouvons faire les mêmes observations pour les brachycères. Cependant, à la différence des Nématocères le nombre de captures exprimé en unité de longueur (côté) ou de surface diminue lorsque la taille augmente pour les pièges ronds. L'hétérogénéité des valeurs obtenues pour les pièges carrés est également comparable, ce qui est confirmé par le test de KRUSKAL et WALLIS. La différence de couleur extérieure des pièges $\varnothing 10$ b, $\varnothing 15$ b et $\varnothing 25$ semble ne pas intervenir sur les captures. Comme pour les captures totales, les Brachycères sont plus nombreux dans les pièges ronds que dans les pièges carrés.

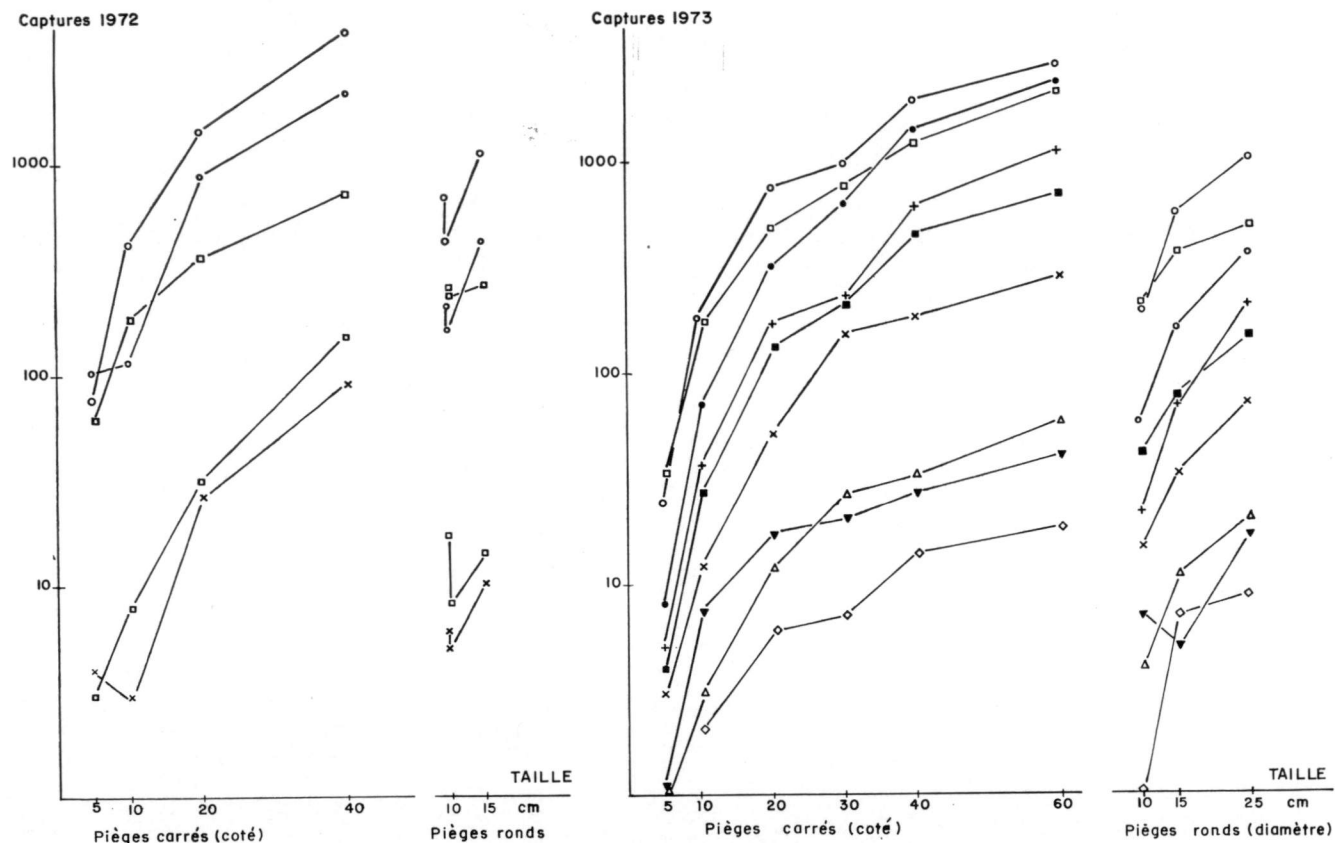


FIG. 4. — Captures des différents groupes d'insectes dans l'ensemble des pièges à eau de différentes tailles à Rennes en 1972 et 1973 en fonction du côté ou du diamètre du piège

- | | | |
|---------------|-----------------|---------------|
| ○ Aphides | ■ Hyménoptères | + Coléoptères |
| ● Nématocères | x Thysanoptères | ◇ Psylles |
| □ Brachycères | ▽ Cicadelles | ▼ Arachnides |

TABLEAU 2

*Test d'égalité des captures par unité de surface
dans les pièges pour chacun des groupes d'Insectes
(Test de KRUSKALL et WALLIS)*

Groupes	Pièges ronds		Pièges carrés	
	χ^2 calculé	P = Probabilités	χ^2 calculé	P = Probabilités
Nématocères 1972	0,73	0,50 < P < 0,90	7,81	P < 0,05
1973	18,76	P < 0,001	12,70	0,001 < P < 0,01
Brachycères 1972	7,01	0,02 < P < 0,05	15,10	0,001 < P < 0,01
1973	17,85	P < 0,001	18,70	0,001 < P < 0,01
Aphides 1972	3,65	0,10 < P < 0,20	6,43	0,05 < P < 0,10
1973	18,76	P < 0,001	13,35	0,02 < P < 0,05
Hyménoptères 1972	5,28	0,05 < P < 0,10	0,79	0,50 < P < 0,90
1973	16,94	P < 0,001	6,10	0,20 < P < 0,30
Coléoptères 1972	2,58	0,20 < P < 0,30	5,67	0,10 < P < 0,20
1973	17,53	P < 0,001	8,40	0,10 < P < 0,20
Thysanoptères 1973	17,53	P < 0,001	4,40	0,30 < P < 0,50
Cicadelles 1973	14,50	P < 0,001	1,71	0,50 < P < 0,90

L'hypothèse d'égalité des captures est considérée comme vérifiée lorsque la probabilité donnée par le χ^2 est inférieure ou égale à 5 p. 100.

Pour les Nématocères, et les Brachycères on remarquera les deux tendances, d'une part pour les pièges de 5, 10, 20 et 30, et d'autre part pour ceux de 40 et 60, l'inversion de l'importance des captures et d'un groupe par rapport à l'autre et la rupture de pente. Les Nématocères seraient plus sensibles à l'augmentation de la taille que ne le sont les Brachycères quelque soit le pourcentage d'insectes capturés par piège. En outre l'examen des pourcentages de captures (tabl. 1) permet de bien distinguer la différence entre les écarts pour le premier groupe de pièges et le deuxième. Les pourcentages par rapport au total des captures par piège ont tendance à se stabiliser pour les pièges de taille élevée.

3. *Aphides.*

Les Aphides constituent la moitié du nombre des insectes capturés en 1972, le tiers en 1973. On remarque de très fortes augmentations de captures en fonction de la taille des pièges. Dans le cas des pièges ronds, les captures ramenées à une longueur ou à une unité de surface ont tendance à croître, par contre, dans le cas des pièges carrés, (les captures diminuent pour les grandes surfaces) la tendance est inverse pour les captures par unité de longueur, sauf pour le grand bac de 60 qui accuse une diminution par rapport à celui de 40. Les captures ramenées à l'unité de surface sont homogènes au seuil de 5 p. 100 en 1972 alors qu'elles ne le sont pas en 1973 aussi bien pour les pièges ronds que pour les pièges carrés (tabl. 2).

Comme pour les autres insectes, nous avons une différence de réponse pour les séries de 5, 10 et 20 de côté et pour celles de 30, 40 et 60 (rupture de pente).

4. *Autres groupes.*

L'examen de la figure 4 montre que les autres groupes répondent globalement de manière comparable. L'incidence de la taille semble cependant intervenir dans des proportions beaucoup moins importantes. Le nombre d'espèces présentes serait à comparer avec celui des groupes mieux représentés.

L'examen des courbes de captures ramenées à l'unité de longueur fait apparaître une tendance

à croître fortement pour les tailles moyennes et beaucoup moins pour les tailles importantes. La séparation se fait comme pour les Diptères au niveau des pièges de 20 et 30. A partir de cette dimension la taille du piège interviendrait de façon moins importante.

3. — INFLUENCE DE LA TAILLE DES PIÈGES SUR LES CAPTURES DE DIPTÈRES

A. — Analyse des captures de Nématocères

Parmi les Nématocères, la famille des Sciaridés a été capturée en proportion importante au cours de ces deux dernières années ; près de 90 p. 100 des individus pour toutes les tailles de pièges en 1972 et près de 50 p. 100 en 1973 (fig. 5). Pour les pièges ronds l'augmentation des captures est forte entre 10 et 15 cm de diamètre, le piège de 25 cm semble moins attractif pour les Sciaridés. Par contre dans les pièges carrés leur proportion tend à diminuer régulièrement pour atteindre 30 p. 100 dans le plus grand piège en 1973. Sur le plan pratique, les tailles moyennes piègent ce groupe d'une façon satisfaisante sans avoir l'inconvénient d'un tri important d'autres insectes.

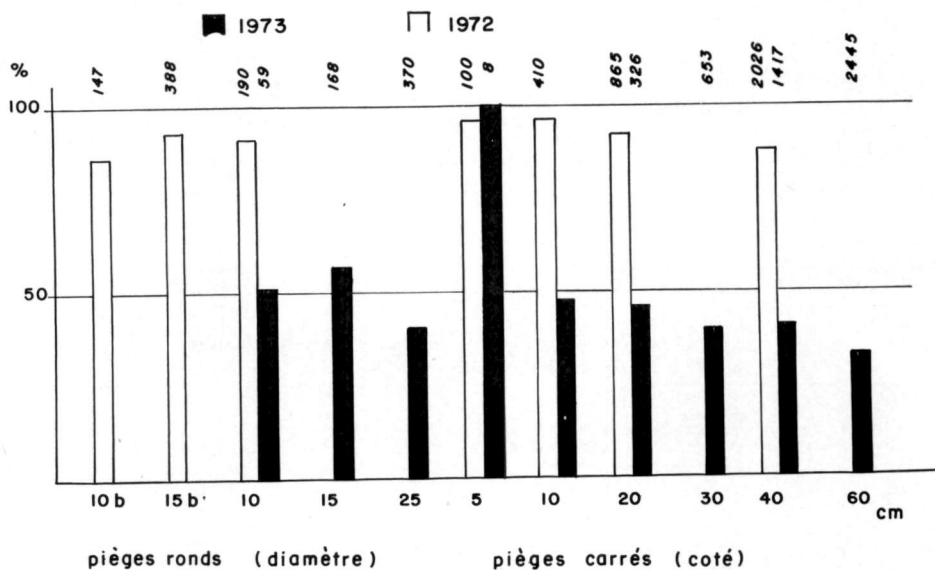


FIG. 5. — Pourcentage des Diptères Sciaridae par rapport au total des Nématocères capturés dans les pièges de différentes tailles en 1972 et 1973 à Rennes avec mention du nombre de Nématocères capturés

B. — Analyse des captures de Brachycères

a) Variation du nombre d'individus.

La réponse globale des Brachycères semble beaucoup plus régulière si l'on examine les proportions (tabl. 1) : plus les insectes sont nombreux plus la proportion de Brachycères est faible ce qui est particulièrement visible dans les captures de 1972.

En 1973 la proportion décroît régulièrement dans les pièges ronds. Elle se maintient aux alentours de 22 p. 100 dans les pièges supérieurs à 20 cm de côté alors qu'elle descendait à 9 p. 100 en 1972. L'examen des courbes de captures de différentes espèces permet de constater une grande diversité (fig. 6) :

Insectes capturés principalement dans les pièges de grandes tailles comme *Hilara maura* (Empididés) et *Scaptomyza flava* (Drosophilidés) ou dès les petites tailles, ce qui est la réponse la plus fréquente pour *Oscinella frit* (Chloropidés), *Hydrellia griseola* (Éphyridés), *Scaptomyza graminum*, *Leptocera brachystoma* (Cypselidés).

Insectes dont les captures vont en croissant puis se stabilisent en ordonnées log : *Phytomyza flavicornis* (Agromyzidés) ; *Tachydromia minuta*, *T. pallidiventris* (Empididés), *Leptocera septentrionalis*.

Insectes indifférents à la dimension des pièges : *Psilopa leucostoma* (Éphyridés).

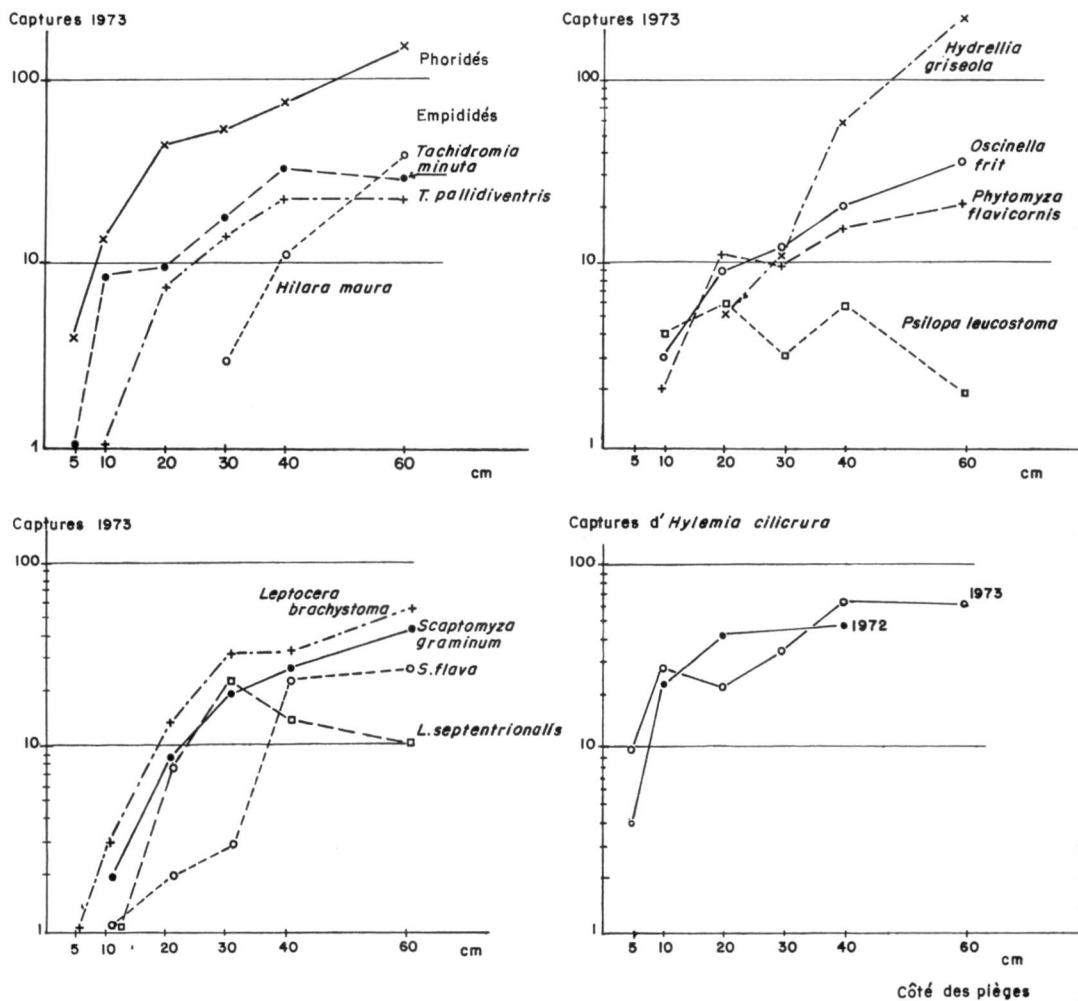


FIG. 6. — Captures de différentes espèces de Diptères Brachycères en fonction de la taille des pièges carrés à Rennes en 1973

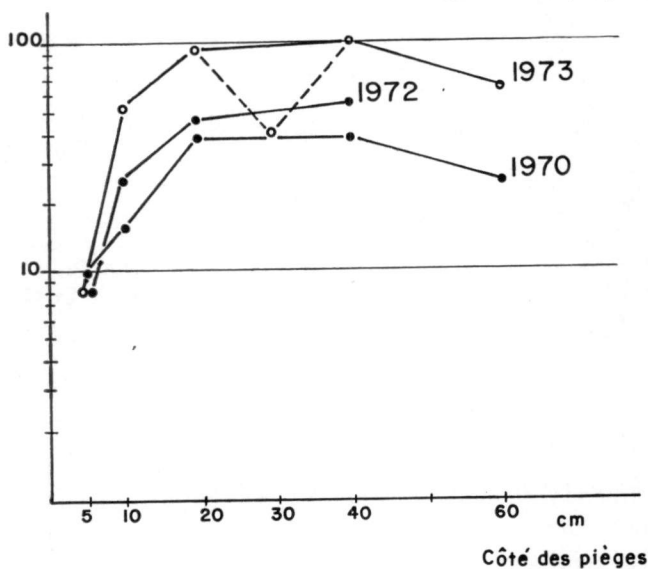
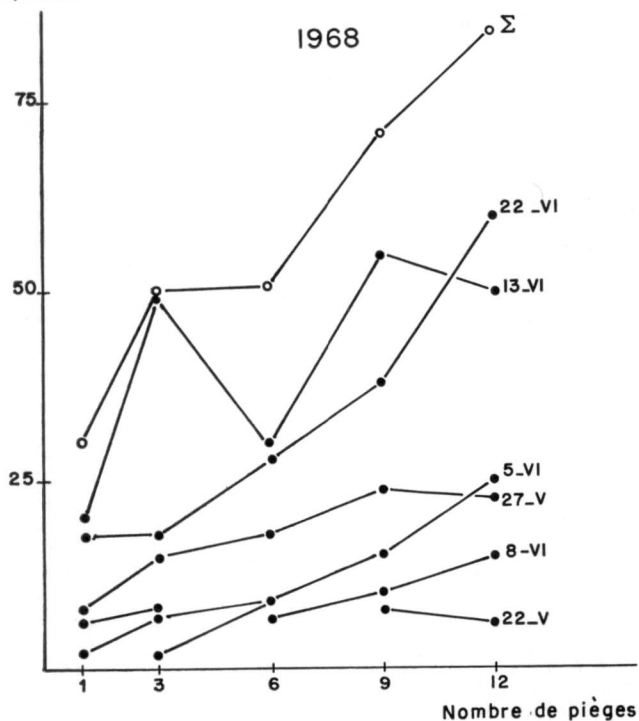
Captures de *Psila rosae*

FIG. 7. — Captures de *Psila rosae* FAB. (Diptères *Psilidae*) dans différents pièges.
 1968 : pièges ronds de 10 cm de diamètre juxtaposés, différentes dates
 1970, 1972 et 1973 : pièges carrés de différentes tailles

Le piège de 30 cm de côté introduit des irrégularités dans les courbes à cause de sa couleur extérieure différente de celle des autres pièges : il a été moins attractif qu'on ne pouvait s'y attendre pour la majorité des espèces, cependant il l'est plus pour *L. brachystoma* et *L. septentrionalis*.

La réponse des courbes de captures de *H. cilicrura* (Anthomyidés) et de *P. rosae* (Psilidés) se rapproche davantage du troisième cas ; on remarquera cependant (fig. 7 et 8) que dès le plus petit piège, nous obtenons des captures, celui-ci n'est donc pas complètement inutilisable, cependant sa variabilité est trop importante pour qu'une interprétation puisse être donnée aux captures ainsi réalisées, en effet la somme de celles-là sur l'ensemble des répétitions est faible. L'étude particulière de 1972 et 1973 a permis de montrer que *H. cilicrura* et *P. rosae* étaient les espèces les plus représentées dans l'ensemble des pièges, si l'on exclut la famille des Phoridae.

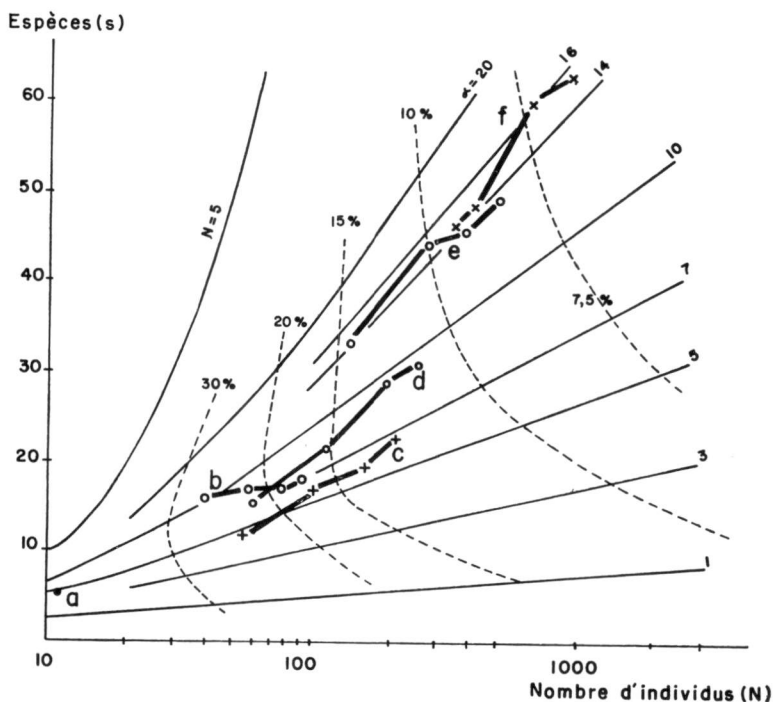


FIG. 8. — Évolution de l'indice de diversité de Williams pour les Diptères Brachycères en fonction de la taille des pièges à Rennes en 1973. Les lignes en pointillés indiquent la précision de l'estimation de α . Piège $a = 5$ cm, $b = 10$ cm, $c = 20$ cm, $d = 30$ cm, $e = 40$ cm, $f = 60$ cm de côté pour les pièges additionnés successivement.

b) Cas particulier de *P. rosae*.

1. Effet des pièges ronds sur les captures de *P. rosae*.

Essai de 1968.

— Effet des pièges.

Les premières observations sur le rôle de la dimension des pièges vis-à-vis des captures de cette mouche ont été faites dans la zone de production légumière de la Manche en 1966. Nous comparons des assiettes de 20 cm de diamètre et des pièges

ronds de 10 cm de $\varnothing$. Les différences significatives obtenues entre ces deux pièges de même couleur étaient en faveur du piège de petite dimension.

La comparaison de pièges ronds de 10 cm de diamètre juxtaposés (1-3-6-9-12) a alors été tentée. Les résultats sont donnés dans la figure 7 où nous indiquons les captures obtenues aux différentes dates de relevés, et dans le tableau 3 nous donnons les captures par répétition sur toute la période de piégeage. Le test de Hartley mesurant l'homogénéité des variances est à la limite de la signification. Aussi avons-nous adopté la transformation logarithmique $\text{Log}(n + 1)$ pour les captures. L'analyse de variance a été faite pour tester les différences entre les répétitions ; le piège isolé capture moins de mouches que les pièges juxtaposés, le groupe 3 et 6 ne se différencie pas du groupe 9, lequel n'est pas différent du groupe 12. L'influence de la position des pièges a également été testée : on constate que celle-ci n'a pas d'incidence sur les captures.

TABLEAU 3

*Captures de Psila rosae FAB. dans des pièges ronds ($\varnothing$ 10) juxtaposés
du 22 mai au 22 juin 1968*

Répétition	Nombre de pièges juxtaposés				
	1	3	6	9	12
1	9	13	10	23	24
2	8	10	23	10	29
3	15	15	15	30	13
4	5	19	15	29	41
5	7	20	24	28	33
6	16	23	14	30	39
TOTAL	60	100	101	150	179
$\bar{x} \log(x + 1)$	0,95	1,20	1,24	1,36	1,44

Analyse de variance sur les données transformées en $\log(x + 1)$: 20 et 4 d.l. ; F. calculé : 7,99*** ; p.p.d.s. : 0,18.

— Effet du climat.

Les conditions de climat sont importantes à considérer : en début de végétation et de période de piégeage, les températures sont inférieures à 15° ; le temps devient variable simultanément avec un réchauffement de la température à la fin du mois de mai ; au début du mois de juin les conditions d'ensoleillement sont très insuffisantes puis deviennent excellentes (plus de 12 h) ce qui permet d'avoir des captures importantes le 13 et le 22 juin.

Pendant tout le mois de mai les captures sont pratiquement aussi importantes quelque soit le nombre de pièges juxtaposés ; au contraire le 13 et le 22 juin le nombre des captures croît avec le nombre de pièges. On constate alors que l'hétérogénéité est augmentée (fortes captures dans le groupe de 3, peu de captures dans le groupe

de 6). Il est nécessaire de rappeler qu'à ces dates la végétation était au stade attractif (2 à 6 feuilles vraies) (BRUNEL, 1971) pour la Mouche de la Carotte.

Essais de 1972 et 1973.

En 1972 la comparaison du piège de 10 cm $\varnothing$ avec un piège de 10 b $\varnothing$ et de 15 b $\varnothing$ dont l'extérieur est blanc, montre une fois de plus le rôle de l'adjonction d'une autre couleur à la teinte attractive : les captures sont nettement plus basses dans ces deux pièges. En 1973 trois pièges ronds (10, 15 et 25 $\varnothing$) soulignent également le rôle de la couleur ; les captures du piège de 25 $\varnothing$ sont plus faibles que celles qu'on aurait pu attendre, la couleur extérieure étant plus pâle que dans les autres pièges. Les captures sont plus importantes dans ces pièges ronds que dans les pièges carrés de 5, 10 et 20 cm de côté.

2. Effets des pièges carrés.

Essai de 1970.

Compte tenu de l'hétérogénéité du dispositif et de la tendance observée en 1968 nous expérimentons en 1970 l'influence de pièges carrés sur les captures de *P. rosae*. Les captures ont été peu importantes, elles ont été relativement homogènes pendant toute la période de piégeage : le plus grand nombre a été capturé au début du mois de juin. Le nombre de *P. rosae* augmente régulièrement pour les trois premières dimensions de pièges puis se stabilise (fig. 7). Les captures ramenées à la surface décroissent régulièrement de la même façon qu'en 1968. Il n'y a pas plus de relation linéaire entre les captures et la taille.

Essais de 1972 et 1973.

Dans ces essais, la proportion de *P. rosae* est relativement importante. Nous avons calculé les corrélations et testé la linéarité de la relation ($r = 0,57$ et $0,34$ respectivement). Les valeurs du coefficient de corrélation ne sont pas très élevées, l'hypothèse d'une linéarité est rejetée. L'augmentation des captures est donc une fonction non linéaire de la taille des pièges. Le choix de la dimension du piège dans une expérimentation sera fonction d'un certain nombre de critères que nous examinerons dans la discussion.

c) Influence de la taille des pièges sur l'indice de diversité.

Dans une biocénose toutes les espèces n'ont pas la même densité, certaines sont relativement abondantes, d'autres relativement rares. Les premières seront donc *a priori* plus nombreuses dans les échantillons quelle que soit la technique de capture employée.

La composition de l'échantillon varie en fonction du nombre d'espèces présentes qui apparaissent au rythme des saisons, du nombre d'individus et en fonction du type de captures.

Par ailleurs, si les espèces sont attirées par le type de piège utilisé, la probabilité de capture d'un individu d'une espèce abondamment présente est plus importante que celle d'un individu d'une espèce peu abondante. Les espèces rares apparaissent au fur et à mesure que le nombre des individus récoltés augmente. Ainsi, plus l'échantillon est grand, plus le nombre d'espèces récoltées s'approche du nombre réel des espèces dans le milieu. Il est cependant difficile de préciser dans l'état actuel de nos

connaissances l'hypothèse se rapprochant le plus des conditions écologiques du milieu à échantillonner : en effet plusieurs distributions peuvent se présenter, la plus simple est un milieu très homogène où il n'y a pas de compétition interspécifique, c'est-à-dire le cas où les niches écologiques ne se recouvrent pas. La plus complexe est celle d'un milieu hétérogène aussi bien au niveau de la niche écologique que dans la juxtaposition des niches.

La relation entre le nombre d'individus récoltés et le nombre des espèces a donné lieu à l'expression de différents indices de diversité spécifique. Ces indices se rapportent essentiellement au nombre d'espèces présentes (distribution de McArthur, formule de Margaleff, formule de Shannon, indice de Williams).

Nous pensons que seul un indice de diversité qui permet de conserver le poids des espèces en fonction de l'effectif des insectes est utilisable au niveau de l'évolution de la richesse de la biocénose au cours de l'année et de la comparaison possible avec d'autres biocénoses.

L'indice répondant à de tels critères est celui de FISHER, CORBET et WILLIAMS (1943). Il a un avantage pratique, celui de pouvoir se référer à une abaque (WILLIAMS, 1947). Nous utilisons cet indice comme il a été fait pour les aphides (RABASSE *et al.*, 1975) pour comparer les pièges de différentes tailles. Nous avons déterminé les espèces de Brachycères capturées dans l'essai de 1973 à l'exception de la famille des Phoridés considérée comme un groupe. On constate que le nombre d'espèces par date de piégeage est très voisin, que le nombre d'espèces a tendance à croître avec l'augmentation de la taille des pièges. L'indice de diversité est peu modifié par l'addition des répétitions. Le détail de ces indices est représenté sur la figure 8. On remarque que la précision de cet indice tend à augmenter au fur et à mesure de l'augmentation du nombre d'insectes capturés et il croît régulièrement pour chaque taille de piège, quelle que soit sa forme.

DISCUSSION

L'influence des caractéristiques dimensionnelles des pièges a été très peu étudiée.

Les premiers travaux publiés dans ce domaine ont été réalisés au moyen de piège à glu. Sur les Taons, BRACKEN et THORSTEINSON (1965) montrent que sur six cylindres peints en noir de 20,5 à 80,5 cm de diamètre et 30 cm de hauteur, les captures sont significativement plus faibles pour le petit cylindre, mais qu'il n'y a pas de différence pour les tailles plus élevées. HEATHCOTE (1957) a comparé des cylindres jaunes et des cylindres noirs de 3, 6 et 12 cm de diamètre et de 30 cm de long. Les captures d'Aphides ramenées à l'unité de surface sont plus importantes dans les petits pièges. Pour certains Pucerons les différences ne sont pas significatives entre les cylindres jaunes, elles le sont entre les cylindres peints en noir.

Les seuls auteurs qui indiquent le rôle de la dimension du piège à eau coloré en jaune sont COSTA et LEWIS (1967) et ROTH (1970). Les premiers montrent l'incidence de la taille de trois pièges rectangulaires sur les captures d'Aphides et concluent que les captures des pièges par unité de surface décroissent lorsque la taille des pièges augmente. Ils calculent la pente de la droite de régression de la relation entre la racine carrée des captures et la racine carrée de la surface des pièges. Bien

qu'ils ne présentent pas de résultats avec les pièges ronds, ils concluent qu'il serait préférable d'utiliser ceux-ci plutôt que des pièges carrés. ROTH, quant à lui, donne des résultats extrêmement succincts sur l'effet de la taille croissante des pièges sur les captures totales de pièges de 18,5, 15,6 et 12,6 cm de diamètre. Il obtient davantage d'insectes dans les grandes assiettes.

Pour l'écologiste, un piège doit être considéré comme un instrument de mesure. A ce titre, il possède certaines caractéristiques que nous regrouperons sous les termes d'efficacité et de représentativité.

L'efficacité d'un piège est une notion essentiellement pratique. Un piège efficace recueillera un maximum d'informations, c'est-à-dire capturera un maximum d'individus de l'espèce ou du groupe étudié, pour des opérations de tri ou des manipulations au champ. Nos résultats montrent, par exemple, que, dans les conditions où nous avons travaillé, les pièges de 60 cm n'apportent pas plus d'information que les pièges de 40 cm. Pour *Tachydromia minuta* et *T. pallidiventris* (1973) pour des manipulations au champ plus faciles (volume d'eau) et des opérations de tri plus limitées (presque deux fois moins d'insectes et de Diptères Brachycères). De même, sur trois années (1970, 1972 et 1973), l'efficacité ne semble pas augmenter pour *Psila rosae* au-delà de pièges de 20 cm de côté.

La représentativité est une notion plus large, donc plus floue, que les notions de justesse, de fidélité et de précision d'un instrument de mesure. En effet, selon le problème que s'est posé l'écologiste, elle est relative :

— soit à une phase comportementale des insectes d'une espèce donnée. L'exemple de *P. rosae* en 1968 montre bien que selon le type de groupement de pièges utilisé, l'image comparée des vols à la fin du mois de mai et à la fin du mois de juin était extrêmement différente.

— soit à un état d'une fraction de la faune aérienne dans des conditions données. A ce propos, nos résultats confirment, pour les Diptères, une des conclusions de COSTA et LEWIS pour les Aphides, à savoir que la composition spécifique en pourcentage des populations aériennes est diversement appréciée selon la taille des pièges utilisés. En effet, les courbes de captures spécifiques sont particulièrement variées, même si, comme nous l'avons fait, on peut les regrouper en trois grands types. On peut interpréter ces courbes, qui ont une allure grossièrement logarithmique, d'une part par un seuil de la dimension de la tache jaune perceptible par une espèce donnée, d'autre part par un épuisement progressif des individus soumis à l'attraction. Sans discuter des causes de la variation de l'indice de diversité avec la taille du piège, nous devons souligner la prudence qui doit présider à l'utilisation de cet indice avec les données fournies par les pièges jaunes. Si une étude de ce type pose de nombreuses questions quant à la représentativité des captures, il est douteux que l'on puisse déboucher sur des conclusions sans utiliser des techniques de marquage.

Ainsi, même pour une étude méthodologique, le premier impératif est de définir avec précision les objectifs du piégeage, car les notions d'efficacité et de représentativité des pièges n'ont pas de valeur générale pour tous les groupes d'insectes et pour tous les problèmes posés. Les résultats présentés ci-dessus le montrent en fournissant de premiers éléments pour des tailles de pièges jaunes variés.

SUMMARY

EFFECTS OF THE SHAPE AND OF THE DIMENSIONS
OF WATER TRAPS PAINTED IN YELLOW ON THE CATCHES
OF INSECTS IN A CARROT CULTURE. SPECIAL CASE OF DIPTERA

The sampling methodology is more and more important in the study of animal populations. The technique of water traps, painted in yellow presents a number of interpretation problems. The variations, obtained in catches of insects with round and square traps of different sizes, painted in yellow, placed on the ground in a culture of carrots are introduced. The round traps catch more insects than the square ones of equal surface area. The analyses of insects catches belonging to different taxonomic groups is carried out. By the Dipterous several cases are related in detail for *Psila rosae* and *Hylemya cilicrura* the law of variation of catches in the function of the side of the trap is identical. The influence of trap sizes on the diversity index is considered; the latter grows in function with the number of insects caught and the trap sizes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- A'BROOK J., 1973. Observations on different methods of aphid trapping. *Ann. appl. Biol.*, **74**, 263-277.
- ANKERSMITH G. W., NIEUKERKEN H. D., 1955. De invloed van temperatuur en wind op het Vliegen van de hoolzandsnuitkeiser, *Ceutorrhynchus assimilis* PAYK. *Tijdsch. Plantenz.*, **60**, 230-240.
- BECKHAM C. M., 1969. Color preference and flight habits of thrips associated with cotton. *J. econ. Entomol.*, **62**, 591-592.
- BRACKEN C. K., THORSTEINSON A. J., 1965. The orientation behaviour of horse flies and deer flies (*Tabanidae* Diptera) IV. The influence of some physical modification of visual decoy on orientation of horses flies. *Ent. exp. appl.*, **8**, 314-318.
- BROADBENT L., 1948. Aphid migration and the efficiency of the trapping method. *Ann. appl. Biol.*, **35**, 379-394.
- BRUNEL E., 1971. Influence de la plante hôte (espèce et stade végétatif) sur les captures de *Psila rosae* FAB. (Diptères *Psilidae*) au moyen de piège jaune. *Meded. Rijksf. Landbouw. Gand*, **36**, 241-249.
- BRUNEL E., HASCOET M., MISSONNIER J., 1971. Possibilité de protection des différents types de cultures de carotte de l'Ouest de la France contre la Mouche de la Carotte. *Sci. agron. Rennes*, 18 p.
- BRUNEL E., LANGOUET L., 1970. Influence de caractéristiques optiques du milieu sur les adultes de *Psila rosae* FAB. (Diptères *Psilidae*). Attractivité de surfaces colorées. Rythme journalier d'activité. *C. R. Soc. Biol.*, **164**, 1638-1644.
- CHAUVIN R., ROTH M., 1966. Les récipients de couleur : technique nouvelle d'échantillonnage entomologique. *Rev. Zool. agric.*, **46**, 77-81.
- COSTA C. L., LEWIS T., 1967. The relationship between the size of yellow water traps and catches of aphids. *Ent. exp. appl.*, **10**, 485-487.
- FISHER R. A., CORBET A. S., WILLIAMS C. B., 1943. The relation between the numbers of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. anim. ecol.*, **12**, 42-58.
- FRITZSCHE R., 1956. Untersuchungen zur Bekämpfung der Rapschädlinge. IV. Beiträge zur Ökologie imd Bekämpfung des grossen Rapsstengelrüsslers (*Ceutorrhynchus napi* GYL.). *Nachrichtenbl. Dstch. Pflanzenschutzd.*, **10**, 97-105.
- HEATHCOTE C. O., 1957. The optimum size of sticky aphid traps. *Plant Path.*, **6**, 104-107.
- KRUSKALL, WALLIS, 1952. Use of ranks in one criterium variance analysis. *J. amer. statistical Ass.*, **47**, 260.
- LE BERRE J. R., ROTH M., 1969. Les méthodes de piégeage des invertébrés. In : *Problèmes d'écologie*. Masson et Cie, 55-78.
- LEWIS T., 1959. A comparison of water traps, cylindrical sticky traps and suction traps for sampling thysanopterous populations at different level. *Ent. exp. appl.*, **2**, 204-215.
- MAYER K., 1961. Untersuchungen über das wackelver Halten der Fritfliege (*Oscinella frit*) beim Anflug von Kulturpflanzen im Feldversuch mit der Fangschalen Methode. *Mitt. biol. Bund. Aust. Ld Forstw.*, **106**, 1-47.

- MOREAU J. P., 1963. Contribution à l'étude éthologique de deux espèces d'Oscinies, *Oscinella frit* L. et *O. pusilla* MEIG. (Dipt. Chloropidés). *C. R. Acad. Sci.*, **256**, 1832-1833.
- MOERICKE 1951. Eine Farbfalle zur Kontrolle des Fluges von Blättaußen insbesondere der Pflirsichblattlaus *Myzodes persicae* SULZ. *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzd.*, **3**, 23.
- MOERICKE 1955. Über das Verhalten phytophages Insekten während der Befallsflug unter dem Einfluss von weissen Flächen. *Z. Pflanzenkra.*, **61**, 588-593.
- PFANNSTIEL O., 1959. Probleme bei der Anwendung von Aldrin, Dieldrin und Heptachlor als Saatgutbenäudungsmittel in der Fritbekämpfung. *Diss. Giessen*, 109 p.
- RABASSE J. M., BRUNEL E., DELECOLLE R., ROUZE-JOUAN J., 1975. Influence de la dimension et de la forme de piège à eau coloré en jaune sur les aphides dans une culture de Carotte.
- ROBERT Y., RABASSE J. M., ROUZE-JOUAN J., 1974. Sur l'utilisation des pièges jaunes pour les captures de pucerons en culture de pomme de terre. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **6**, 349-372.
- ROTH M., 1970. Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé. *Mémoire O. R. S. T. M.*, n° 53.
- SOUTHWOOD T. R. E., JEPSON, VAN EMDEN, 1961. Studies on the behaviour of *Oscinella frit* (DIPT.) adults of the panicle generation. *Ent. exp. appl.*, **4**, 196-210.
- WALKER W. F., 1974. Response of selected Thysanoptera to colored surfaces. *Environ. Entomol.*, **3**, 295-304.
- WILLIAMS C. B., 1947. The logarithmic series and the comparison of island floreas. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **158**, 104-108.
-

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE DE *GALLERIA MELLONELLA*, MUES, CROISSANCE ET DÉVELOPPEMENT

G. PLANTEVIN

avec la collaboration technique de Christiane MAILLIER

Laboratoire de Biologie, Bâtiment 406,
Institut national des Sciences appliquées,
69621 Villeurbanne

RÉSUMÉ

L'obtention d'élevages individuels complets de *G. mellonella* nous a permis de montrer qu'il existait des larves effectuant 7 stades, d'autres 8. L'étude des dimensions des capsules céphaliques, des durées des stades et des poids au moment des mues indique que ces deux types de larves sont statistiquement différents dès la première mue. Les dimensions des capsules céphaliques suivent grossièrement une progression géométrique de raison moyenne 1,49 pour les chenilles à 7 stades et 1,41 pour les autres, sauf entre les deux premiers stades. La croissance pondérale des larves, après une courte latence suivant l'éclosion, obéit à une loi exponentielle jusqu'à l'avant-dernier stade où elle devient moins rapide. Le déterminisme du nombre de mues ne semble pas être d'origine génétique mais les causes externes responsables n'ont pu être définies. Plusieurs types de mues supplémentaires sont décrits.

L'élevage de larves isolées en cours de développement montre que l'isolement entraîne une légère diminution de la largeur des capsules céphaliques, des poids et de la durée des stades. Cette action est d'autant plus importante que l'isolement est précoce. Les manipulations répétées ralentissent et diminuent la croissance larvaire.

Quelles que soient les conditions d'élevage, un arrêt de développement intervient fréquemment avant la nymphose mais toutes les causes déclenchantes n'en sont pas connues.

Il existe une grande variabilité, tant entre les larves dans chaque lot expérimental, qu'entre les séries. Les moyens pouvant contribuer à réduire cette variabilité et son influence sont discutés.

INTRODUCTION

Plusieurs raisons contribuent à faire de *Galleria mellonella* un véritable insecte de laboratoire utilisé à de nombreuses fins. La teigne des ruches s'élève en effet sans difficultés, se manipule aisément, et fait preuve d'une certaine rusticité permettant l'utilisation de conditions très variées tant sur le plan de l'élevage que sur celui de l'expérimentation. Sa fertilité jointe à la brièveté de son cycle permettent d'entretenir à peu de frais un élevage de masse.

Il n'est donc pas étonnant que de nombreux travaux aient déjà été consacrés à l'étude de son développement. Citons entre autres : CHASE (1921), TCHANG (1928), BORCHERT (1933), BOUHNIOU (1938), HAYDAK (1940), PIEPHO (1940), EL SAWAF (1950), BECK (1960) ; SEHNAL (1965), ANDERSON et MIGNOT (1970), MISHRA (1971). D'autres auteurs ont abordé ce même aspect au cours d'études portant sur telle ou telle caractéristique de la physiologie de *G. mellonella* : l'excrétion protidique et la sécrétion de soie : ALLEGRET (1954-1956) ; la nutrition : ROY (1937), BALAZS (1958), MARSTON et CAMPBELL (1973) ; la composition chimique de la larve : NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) ; la thermogenèse : SMITH (1941), ROUBAUD (1954).

D'autre part, BILIOTTI et coll. (1968), BILIOTTI et DESMIER de CHENON (1971) ont souligné l'intérêt de *G. mellonella* en tant qu'hôte de remplacement pour l'élevage en laboratoire d'un certain nombre de parasites entomophages (Chalcidides, Ichneumonides, Braconides, Tachinides...) utilisables en lutte biologique. DELOBEL et LAVIOLETTE (1969) ont mis au point l'élevage de *Phryxe caudata* sur *G. mellonella* et GRENIER et coll. (1973) ont pu étudier le développement et la croissance pondérale de ce Diptère en fonction de l'âge de l'hôte. Il serait donc très intéressant d'avoir une connaissance aussi précise et complète que possible de la biologie de *G. mellonella*.

Cependant de nombreuses incertitudes subsistent quant à son cycle biologique. La plupart des auteurs ont mis l'accent sur la grande variabilité d'un certain nombre de caractères (durée de développement, dimension des capsules céphaliques...) et en particulier le nombre des mues larvaires qui peuvent être comprises entre 6 et 9 dans les conditions « normales » d'élevage. Cette plasticité se rencontre chez de nombreux autres Lépidoptères : *Pyrausta nubilalis* (BECK, 1950), *Plodia interpunctella* (MORERE et LE BERRE, 1967), *Anagasta kuehniella* et *Corcyra cephalonica* (KAMEL et HASSANEIN, 1968), *Bombyx mori* (KATO et SUMIMOTO, 1968). Mais elle est particulièrement importante chez la teigne des ruches. De plus, *G. mellonella* s'est avérée être un matériel extrêmement « malléable » sur le plan des mues larvaires ; il est en effet possible d'en obtenir un grand nombre en modifiant les conditions d'élevage, notamment l'alimentation : ALLEGRET (1963).

Dans le cadre de l'étude que nous avons entreprise concernant l'action de l'hormone juvénile chez *G. mellonella* (PLANTEVIN 1975 a et b) il était particulièrement important de définir avec le maximum de précision le nombre de stades larvaires et les caractéristiques de chacun (dimension des capsules céphaliques, poids, durée) pour la souche de *G. mellonella* élevée au laboratoire dans les conditions définies ci-dessous (cf. Matériel et Méthodes). De plus il est évident que toute précision concernant la biologie de cet insecte est susceptible d'améliorer la connaissance que l'on a de ses parasites naturels ou artificiels, permettant ainsi une expérimentation d'autant plus rigoureuse.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Élevage de masse

La première souche utilisée au laboratoire ayant été décimée en 1963 par le virus de la densonucléose (MEYNADIER et coll., 1964), un nouvel élevage fut mis en route à partir de *G. mellonella* recueillies dans des ruches parasitées. Les bocaux d'élevage, d'une contenance de 1 litre, et munis d'un couvercle grillagé, sont placés à $27,5^{\circ}\text{C} \pm 0,1^{\circ}\text{C}$; l'humidité relative est 70 p. 100

± 10 p. 100 et l'obscurité permanente. Les larves sont nourries de cire pure et de pollen.

Actuellement nous entretenons une souche constituée par quatre récipients (A, B, C, D) abritant cinq couples chacun. Les chrysalides sont triées et les sexes séparés ; à l'émergence des papillons, les couples sont constitués selon le schéma de la figure 1.

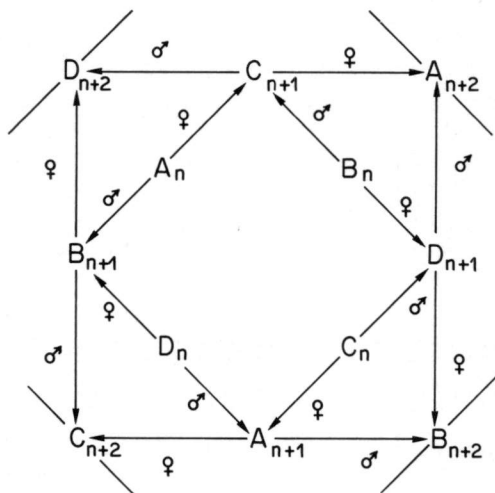


FIG. 1. — Schéma selon lequel sont constitués les couples d'adultes assurant l'entretien de la souche de *G. mellonella*

A, B, C, D représentent les récipients d'élevage
 n est la génération parentale, $n + 1$ la F_1 , $n + 2$ la F_2

Pour chaque combinaison (A, B, C, D) un bocal de cinq couples assure la pérennité de la souche alors qu'un couple permet de surveiller l'évolution de la population en prenant comme critère le nombre de descendants, le poids des larves de dernier stade, la sex ratio.

A chaque repiquage, c'est-à-dire tous les 47 jours en moyenne, les adultes non utilisés pour le maintien de la souche servent à enrichir l'élevage de masse, à raison généralement de cinq couples par bocal. On évite ainsi deux inconvénients majeurs :

- une trop grande consanguinité car à chaque génération une grande partie de l'élevage de masse est issue à nouveau de la souche où les croisements n'ont jamais lieu entre frères et sœurs.

- une pression de sélection involontaire par des ponctions répétées d'individus entraînant souvent la diminution ou la disparition de telle ou telle catégorie d'individus, les plus grosses larves par exemple, ou celles à développement plus rapide...

2. — Élevage de larves isolées

Les larves sont triées juste avant une mue larvaire, en général la dernière ou l'antépénultième, rarement l'avant-dernière (PLANTEVIN et NARDON, 1970), et datées à partir de cette mue. Elles sont placées en boîte de Pétri de 60 mm de diamètre avec une quantité de nourriture suffisante pour achever leur croissance. Les autres conditions sont inchangées.

3. — Élevages individuels complets

Des couples de papillons venant d'éclore et issus de larves dont les caractéristiques sont connues sont isolés dans des boîtes de plastique à couvercle perforé ; quelques lamelles de cire sont appliquées contre les parois. Les œufs, pondus entre 36 et 60 h après l'éclosion de la femelle, sont recueillis sur la cire et mis à incuber.

Les larves écloses pendant les douze premières heures sont éliminées. Celles qui naissent au

cours des six heures suivantes sont seules utilisées. Elles sont transférées dans les cellules d'élevage (fig. 2) à raison d'une larve par cavité. Chacune reçoit 3 à 4 mg de pollen humidifié et autant de cire, quantités suffisantes pour les deux premiers stades larvaires mais pas trop importantes de façon à ne pas gêner l'observation. On rajoute ensuite cire et pollen au fur et à mesure des besoins. Il est ainsi facile d'observer les larves et de repérer les mues. A chacune d'elle la capsule céphalique abandonnée est recueillie et mesurée.

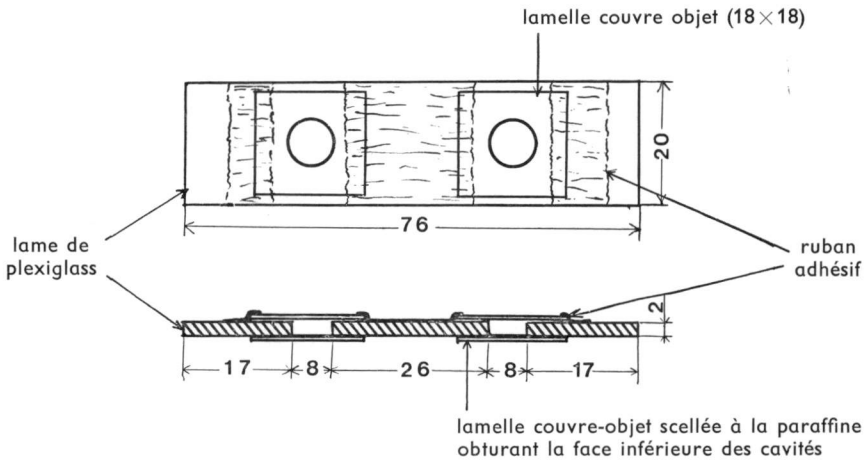


FIG. 2. — Cellules d'élevage individuels de larves de *G. mellonella*
(cotes en mm)

Après la troisième ecdysis ⁽¹⁾ la larve est transférée dans une boîte de Pétri, reçoit 100 mg de pollen et autant de cire. L'observation biquotidienne et la récupération des capsules céphaliques sont poursuivies. Lorsque la larve atteint le sixième stade la nourriture est rajoutée en fonction des besoins.

Au cours du dernier stade, les larves sont anesthésiées à l'éther de façon à permettre la mesure de la capsule céphalique, celle-ci étant endommagée lors de la mue nymphale. Après cette dernière, le sexe des chrysalides est noté.

Cette méthode relativement longue et fastidieuse permet d'attribuer sans ambiguïté à chaque larve les différentes capsules céphaliques qu'elle a successivement abandonnées.

4. — Caractères étudiés

a) *Capsules céphaliques* : seule la plus grande largeur a été prise en considération. Elle est mesurée au micromètre oculaire monté sur une loupe binoculaire Leitz, et exprimée en centièmes de millimètres.

b) *Durée des stades* : les observations ayant lieu deux fois par jour, la durée des stades a été exprimée en jours, sous forme d'un multiple de 0,5.

c) *Poids des larves* : lors de chaque mue, les larves pouvant être prélevées facilement ont été pesées. Celles qui, au cours des premiers stades, étaient enfouies dans la cire, n'ont pas été extirpées car la mortalité consécutive à cette opération s'est avérée trop importante. Nous avons utilisé une balance électromagnétique Setaram $\gamma 21$ au μg , et exprimé les mesures en mg.

5. — Méthodes statistiques

Dans la plupart des cas nous avons effectué une analyse de variance à deux facteurs contrôlés : série et sexe. Pour les autres, nous avons utilisé le test ϵ ou t (Student Fisher) de comparaison de deux moyennes. Sauf indication contraire nous nous sommes toujours placés au risque 0,05.

⁽¹⁾ Nous emploierons indifféremment les termes mue ou ecdysis en leur donnant le sens de l'ecdysis définie par HINTON (1971).

RÉSULTATS

La bibliographie étant spécialement incertaine quant au nombre des mues larvaires de *G. mellonella*, notre premier objectif a été de le déterminer, nous obligeant ainsi à réaliser des élevages individuels poursuivis dès l'éclosion des larves. Ceci nous a permis d'observer le comportement des chenilles et de préciser les caractéristiques de chaque stade. Ces dernières sont ensuite étudiées dans le cas de larves isolées plus tardivement.

I. — *Élevages individuels poursuivis dès l'éclosion des larves*a) *Comportement des larves à l'éclosion.*

Les œufs étroitement accolés les uns contre les autres sont pondus sur plusieurs lignes jointives formant ainsi une plaque. Très souvent deux ou trois de ces plaques sont superposées, chaque œuf adhérant fortement à tous ceux qui l'entourent. Il y a donc des amas renfermant d'une dizaine à quelques centaines d'œufs avec, de temps à autre, des groupes plus réduits, voire des œufs isolés. Les pontes étant déposées dans les alvéoles de la cire sont aisément observables.

Cinq jours après le début de la ponte apparaissent les premières larves. L'étude de leur comportement permet de mettre en évidence les phases suivantes :

— découpage du chorion à l'aide des mandibules, permettant à la larve de dégager sa tête ;

— trois cas peuvent alors se produire ;

L'œuf est à la surface supérieure de l'amas et la larve a découpé le chorion du côté libre ; la néonate sort alors soit d'un coup, soit en plusieurs étapes puis elle s'éloigne ;

L'œuf est inclus dans l'amas et l'orifice perforé dans le chorion débouche dans un autre œuf. Il en est de même si la larve, bien qu'issue d'un œuf de la couche supérieure, a foré un trou de sortie en position latérale. La néonate essaie alors de quitter son œuf pour passer dans celui qui est contigu ; elle bouscule ainsi la larve voisine. Elle revient ensuite dans son chorion et, après un nombre variable d'allées et venues elle découpe à nouveau le chorion de façon à pouvoir se libérer ;

L'œuf est au contact de la cire. La larve sort la tête, découpe un petit morceau de cire, en fait une boulette qu'elle régurgite ensuite ; 10 à 30 boulettes sont successivement réalisées et poussées avec la tête. L'accumulation de ces boulettes au pourtour des œufs est le signe évident de l'éclosion des larves. La jeune chenille sort ensuite du chorion et quitte l'emplacement de la ponte.

Cette activité de rongage de la cire (ALLEGRET, 1956) peut aussi se rencontrer chez les larves des deux premières catégories après qu'elles aient rejoint la cire.

— Dans tous les cas la néonate présente ensuite une phase d'intense activité locomotrice. Elle circule très rapidement et agilement sur la plaque de cire ou les parois du récipient. Cette période dure de quelques heures à 24 h environ.

Les larves ont été prélevées à ce moment pour être placées dans les cellules d'élevage individuel.

— Après avoir parcouru en tous sens l'espace disponible, la jeune chenille commence à se nourrir. Elle se place fréquemment à la jonction cire pollen mais, bientôt, elle creuse progressivement une galerie, le plus souvent dans la cire, parfois dans le pollen. Les excréments ainsi que quelques boulettes issues de l'activité de rongage, sont refoulés vers l'extrémité de la galerie. Très souvent, au bout de deux ou trois jours, une sorte de tunnel, formé de quelques fils de soie retenant excréments et boulettes, rejoint cire et pollen, l'animal se nourrissant aux dépens des deux sources offertes.

Remarquons enfin que, dans les élevages de masse, les jeunes larves connaissent la même phase de vie errante permettant une dissémination avant stabilisation au contact de l'aliment.

b) *La vie larvaire.*

Nous ne reviendrons pas sur cet aspect déjà décrit par la plupart des auteurs cités au début de l'introduction mais nous nous bornerons à préciser deux points.

1. Les caractères indiqués pour repérer l'approche des dernières mues (TCHANG, 1928; BOUCLY-URISON, 1951; PLANTEVIN et NARDON, 1970) sont utilisables pour toutes les mues. Dès la première, on peut trouver dans certains cas une ébauche de cocon, ouvert aux deux extrémités, sous la forme de fils de soie très fins retenant quelques boulettes de cire et des excréments (ce peut être la galerie évoquée précédemment). La larve s'immobilise et sa tête devient de plus en plus séparée de la partie chitinisée du prothorax. Cette phase dure une douzaine d'heures environ. Après l'ecdysis on retrouve en général l'exuvie dans la galerie et la capsule céphalique à une extrémité.

2. Au cours du dernier stade larvaire, après la phase de croissance pondérale et le moment du maximum de poids, nous distinguons plusieurs états, à savoir :

— larve vagabonde (wandering larvae, BECK, 1970). Pendant un temps très variable (6 h à plus de 30 h) la chenille se déplace très rapidement sur les parois du récipient d'élevage ; elle a cessé de se nourrir, vidé en partie son tube digestif et filé une quantité plus ou moins importante de soie ;

— larve commençant à filer (LCF). Ce stade marque la fin de la phase précédente : l'animal se fixe et sécrète quelques fils qui servent à amarrer le cocon ;

— larve à cocon mince (LCM). La couche la plus externe du cocon est en place mais elle masque à peine la position et les mouvements de la larve (4 à 8 h) ;

— larve à cocon transparent (LCTr). Le cocon s'épaissit mais les mouvements de la larve sont encore visibles à l'intérieur (4 à 8 h) ;

— larve à cocon opaque (LCO). Le cocon est assez épais pour cacher totalement la larve qui le tisse mais sa construction n'est pas achevée (4 à 8 h) ;

— larve à cocon terminé, mobile (LCTm). Le cocon est achevé, mais si on l'incise, la chenille en sort spontanément car elle est très mobile (6 à 12 h) ;

— larve semi mobile ($L_{1/2}$ m). Elle ne quitte plus spontanément le cocon incisé mais, si on la stimule par quelques pressions, elle se dégage et peut encore avoir une activité locomotrice importante (6 à 18 h) ;

— larve immobile (Li). Elle ne réagit plus aux excitations que par des mouvements de torsion ou de bascule d'un flanc sur l'autre. Autrement, elle est immobile, très raccourcie et la tête rabattue vers l'avant. C'est la « prénymphe » de nombreux auteurs. Peu avant l'ecdysis apparaissent les mouvements de contraction annonciateurs du rejet de l'exuvie (8 à 12 h).

Les trois dernières phases correspondent à peu près aux stades I, II et III de PIPA (1963). Au cours des deux dernières, la larve est en fait à l'état de « pharate pupa » selon la définition de HINTON (1971).

c) *Caractéristiques des différents stades larvaires.*

Dès la première série expérimentale préliminaire (non prise en compte ici) nous avons obtenu des chenilles présentant sept stades larvaires et d'autres huit stades. Ceci s'est trouvé parfaitement confirmé au cours des trois séries suivantes d'où sont issus les résultats ci-dessous.

Tous les résultats sont exprimés de la même manière : nous donnons la moyenne ($\bar{x}$), les valeurs extrêmes (Ex), la dimension de l'échantillon (n), la variance (S^2) et le coefficient de variation ($C.V. = \frac{\sqrt{S^2}}{\bar{x}} \times 100$). Ceci pour les mâles, les femelles, le total ($\sigma + \varphi$) des deux et enfin le nombre total des animaux utilisés (Σ), le sexe de certains animaux n'ayant pas été déterminé (utilisation ou mortalité précoces en particulier). Mâles et femelles ont été regroupés même lorsque les valeurs étaient significativement différentes pour permettre les comparaisons avec les résultats obtenus par d'autres auteurs.

1. *Dimension des capsules céphaliques (tabl. 1).*

Au premier stade, les capsules céphaliques ne sont différentes ni entre les sexes, ni entre les catégories. Par contre, dès le deuxième stade les différences sont très significatives ($p < 0,01$) entre les larves à 7 et 8 stades, aussi bien en ce qui con-

TABLEAU I. — *Dimension des capsules céphaliques des larves de G. mellonella en fonction du stade* (en 0,01 mm). ♂ + ♀ : valeurs correspondant aux mâles et femelles groupés ; Σ : valeurs concernant tous les individus : mâles, femelles, et larves dont le sexe n'a pu être déterminé ; $\bar{x}$: moyenne ; Ext : valeurs extrêmes ; n : nombre d'individus ; S^2 : variance ; C.V. : coefficient de variation ; C.D. : coefficient de Dyar.

Stades			1	2	3	4	5	6	7	8
Larves à 7 stades	♂	$\bar{x}$	19,769	25,077	36,463	55,419	78,500	121,727	181,279	
		Ext	18-21	22-27	30-38	48-67	65-88	100-133	166-204	
		n	39	39	41	43	44	44	43	
		S^2	0,02429	0,65182	3,25488	11,91583	25,69767	50,85413	73,39645	
		C.V.	0,788	3,219	4,948	6,229	6,458	5,858	4,726	
	♀	$\bar{x}$	19,844	25,154	37,769	56,410	82,878	131,122	193,242	
		Ext	19-20	23-27	35-40	50-61	78-90	113-143	163-208	
		n	32	39	39	39	41	41	33	
		S^2	0,13609	0,50202	2,44534	11,09042	14,50976	34,35976	87,43941	
		C.V.	1,859	2,817	4,140	5,904	4,596	4,470	4,839	
	♂ + ♀	$\bar{x}$	19,803	25,115	37,100	55,890	80,612	126,259	186,474	
		n	71	78	80	82	85	85	76	
		S^2	0,21771	0,57093	3,25570	11,62978	24,90700	64,69412	114,03931	
		C.V.	2,356	3,009	4,863	6,102	6,191	6,370	5,727	
	Σ	$\bar{x}$	19,778	25,081	37,155	56,000	80,871	126,225	186,098	
		n	90	99	97	98	101	92	91	
		S^2	0,28714	0,52402	3,40292	11,56701	23,53327	60,71103	115,82548	
		C.V.	2,709	2,886	4,965	6,073	5,999	6,173	5,783	
		C.D.	1,268		1,481	1,507	1,444	1,561	1,474	
Larves à 8 stades	♂	$\bar{x}$	19,727	24,639	34,887	51,411	69,745	99,036	141,614	191,411
		Ext	19-20	22-26	32-38	40-57	62-78	85-113	121-158	158-206
		n	55	61	62	56	55	55	57	56
		S^2	0,23906	0,73443	3,15098	14,06461	23,37845	26,36902	60,91980	85,01005
		C.V.	2,479	3,478	5,088	7,295	6,933	5,185	5,512	4,817
	♀	$\bar{x}$	19,852	24,673	35,500	52,373	71,262	99,613	146,302	202,534
		Ext	19-21	23-26	33-40	48-58	60-83	75-110	128-158	179-222
		n	54	55	58	59	61	62	63	58
		S^2	0,12858	0,59461	2,07895	10,85856	28,26339	54,20835	49,82694	65,86721
		C.V.	1,806	3,125	4,062	6,292	7,460	7,391	4,825	4,007
	♂ + ♀	$\bar{x}$	19,789	24,655	35,183	51,904	70,543	99,342	144,075	197,070
		n	109	116	120	115	116	117	120	114
		S^2	0,18654	0,66267	2,70560	12,54340	26,30247	40,86487	60,15399	105,80035
		C.V.	2,183	3,302	4,675	6,823	7,270	6,435	5,383	5,219
	Σ	$\bar{x}$	19,806	24,650	35,211	52,277	70,861	99,648	144,575	197,676
		n	134	143	147	141	144	145	146	126
		S^2	0,17259	0,62336	2,68810	11,90152	26,62393	40,52126	61,34945	100,65010
		C.V.	2,098	3,203	4,656	6,599	7,282	6,388	5,418	5,075
		C.D.	1,245		1,428	1,485	1,355	1,406	1,451	1,367

cerne les mâles que les femelles ou l'ensemble des deux. Il en est de même si l'on compare les derniers stades entre eux. Il est donc possible, statistiquement de prévoir dès le début du deuxième stade si une larve en accomplira sept ou huit. La figure 3 a montre le décalage progressif des deux courbes. Cette représentation ne tient pas compte de la durée respective de chaque stade mais elle est adoptée par de nombreux auteurs. De plus, si l'on porte les dimensions des capsules céphaliques en fonction du stade sur du papier à ordonnée logarithmique, les points sont pratiquement alignés, alors qu'ils ne le sont pas si les abscisses correspondent à la durée effective des stades. D'autre part, un « tracé en escalier » serait plus conforme à la réalité mais ne permettrait pas une aussi bonne visualisation du phénomène observé. Cependant, il est évident qu'étant donné la variabilité individuelle il faut attendre que la cinquième mue soit effectuée pour avoir une quasi certitude, la certitude absolue n'étant obtenue qu'après la sixième mue.

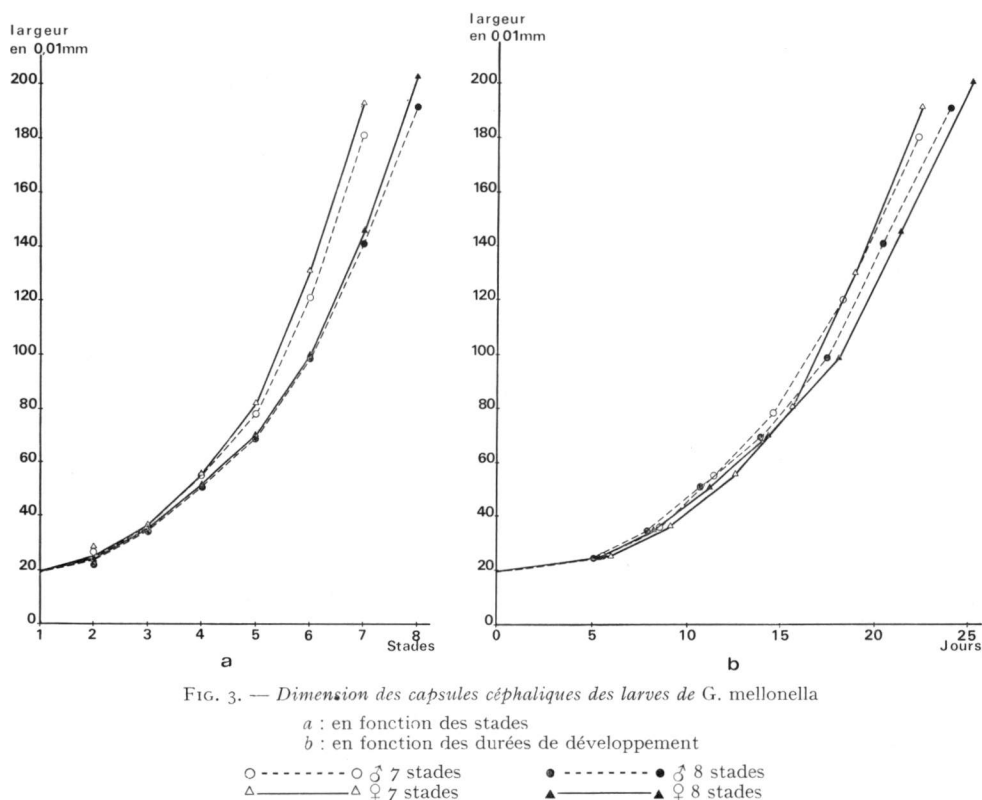


FIG. 3. — Dimension des capsules céphaliques des larves de *G. mellonella*

a : en fonction des stades

b : en fonction des durées de développement

Notons encore que, malgré la variabilité des mesures, les chevauchements des valeurs numériques d'un stade à un autre sont rares. Il est donc possible d'attribuer un stade à une larve quelconque avec une relative sécurité et la dimension de la capsule céphalique reste le moyen le plus sûr de procéder à cette affectation. Cependant il existe des cas de mues supplémentaires (étudiées dans la discussion) qui peuvent fausser les déterminations.

En ce qui concerne les sexes, les deux catégories de larves évoluent de la même façon jusqu'au quatrième stade inclus, à savoir : pas de différence aux premier, deuxième et quatrième stades, une différence significative au troisième. Ensuite mâles et femelles se distinguent dès le cinquième stade pour les larves qui en ont sept alors qu'il faut attendre le septième pour celles qui en ont huit.

Si nous comparons avec les données de la littérature nous constatons tout d'abord que les auteurs n'ont pas, à notre connaissance, réussi les élevages individuels dans de bonnes conditions. CHASE (1921) n'obtient qu'un très faible pourcentage d'animaux atteignant l'état adulte (4 p. 100 par exemple dans une série). BORCHERT (1933 *b*) se heurte aux mêmes difficultés et PIEPHO (1940) abandonne ce genre d'expériences après quelques essais. En ce qui nous concerne, nous n'avons rencontré aucune difficulté sérieuse à partir du moment où nous avons humidifié le pollen (immersion trente secondes dans l'eau distillée) lors de la mise en cellule d'élevage des larves néonates. MARSTON et CAMPBELL (1973) comparant neuf milieux d'élevage pour *G. mellonella* attirent l'attention sur le fait que les milieux assurant une moins bonne survie larvaire sont celui de HAYDAK (1936) caractérisé par une haute viscosité et celui de STAIRS (1965) qui est le plus sec de tous. Les larves néonates sont particulièrement sensibles à la dessiccation ; dans la première série préliminaire où nous avons utilisé du pollen « sec » la mortalité au premier stade atteint près de 80 p. 100 alors que, avec humidification du pollen cette mortalité est voisine de 15 p. 100 seulement (sauf manipulation des larves).

La plupart des auteurs ont donc effectué des mesures soit sur des capsules céphaliques récupérées dans les récipients d'élevage, soit sur des larves tuées. Ils ont ensuite dressé des histogrammes de fréquence. Cette méthode donne des résultats corrects mais non certains car il est parfois impossible d'attribuer telle ou telle capsule à un stade déterminé.

Nos résultats sont en bon accord avec ceux de BECK (1960), SEHNAL (1965) qui trouvent sept stades larvaires dont la succession se caractérise par un coefficient de Dyar (largeur de la capsule céphalique au stade $n + 1$ /largeur de la capsule céphalique au stade n) minimum pour le passage du premier au deuxième stade, oscillant autour de 1,5 ensuite. Nous observons des fluctuations exactement comparables à celles enregistrées par BECK (1960). En ce qui concerne les larves à huit stades les valeurs du coefficient sont plus faibles mais suivent des variations de même sens et d'intensité comparable.

Les résultats de NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) et ANDERSON et MIGNOT (1970) sont par contre très différents car ils traduisent une importante diminution du coefficient de Dyar en fin de vie larvaire, respectivement 1,105 et 1,087 alors qu'il reste voisin de 1,5 dans les travaux cités précédemment. A moins que les souches utilisées par les auteurs ci-dessus aient des caractéristiques très éloignées des autres souches, ces résultats sont vraisemblablement erronés et peuvent, à notre avis, s'interpréter de deux façons :

— ou bien les auteurs ont attribué les capsules céphaliques de larves de sexes différents à des larves de divers stades. Nous avons souligné l'existence d'une différence hautement significative entre les sexes au dernier stade, confirmant ainsi les observations de PIEPHO (1940) et le calcul du rapport des tailles des capsules céphaliques entre mâles et femelles donne une valeur de 1,065 dans le cas des larves à sept stades et 1,058 pour celles qui en ont huit ;

TABLEAU 2. — *Durée des stades larvaires et nymphal chez G. mellonella* (en jours)1, 2, 3... ; 1^{er}, 2^e... stade ; C : stade nymphal. Autres abréviations : cf. tableau 1

Stades		1	2	3	4	5	6	7	8	C
1	$\bar{x}$	5,600	3,000	2,853	3,156	3,674	3,977	8,636		8,114
	Ext	4-7	2-4	2-4	2-4	2-6	3-6	6-12		6-10
	<i>n</i>	20	31	34	32	43	44	44		35
	S ²	0,77895	0,46667	0,43226	0,32964	0,74862	0,53436	1,58562		1,51597
	C.V.	15,760	22,771	23,045	18,192	23,550	18,381	14,581		15,174
2	$\bar{x}$	6,000	3,172	3,459	3,105	3,250	3,610	8,325		8,400
	Ext	5-9	2-6	2-4	2-4	2-5	3-8	6-14		6-11
	<i>n</i>	24	29	37	38	40	41	40		30
	S ²	1,21739	0,79064	0,36636	0,31294	0,24359	0,79390	2,17372		1,28276
	C.V.	18,389	28,032	17,499	18,016	15,186	24,682	17,710		13,483
3 + 4	$\bar{x}$	5,818	3,083	3,169	3,129	3,470	3,800	8,488		8,246
	<i>n</i>	44	60	71	70	83	85	84		65
	S ²	1,03594	0,62006	0,48531	0,31656	0,54481	0,68571	1,86733		1,40721
	C.V.	17,494	25,541	21,983	17,981	21,273	21,791	16,099		14,386
Σ	$\bar{x}$	6,017	3,162	3,221	3,124	3,350	3,777	8,534		8,246
	<i>n</i>	58	68	86	89	100	103	88		65
	S ²	1,14005	0,73464	0,48003	0,26864	0,57323	0,64573	1,88388		1,40721
	C.V.	17,745	27,107	21,510	16,591	22,601	21,275	16,083		14,386
5	$\bar{x}$	5,139	2,778	2,830	3,184	3,521	3,000	3,588	8,192	7,659
	Ext	4-6	2-4	2-4	2-5	2-6	2-4	2-6	6-14	5-9
	<i>n</i>	36	36	47	49	48	48	51	52	41
	S ²	0,35159	0,29206	0,31822	0,56973	0,68041	0,25532	0,72706	2,39367	1,13049
	C.V.	11,538	19,454	19,933	23,706	23,427	16,843	23,765	18,886	13,882
6	$\bar{x}$	5,371	3,000	2,978	3,118	3,660	3,269	3,927	9,175	8,077
	Ext	4-8	2-5	2-4	2-7	3-7	2-6	2-8	6-16	5-10
	<i>n</i>	35	35	45	51	50	52	55	57	39
	S ²	0,76975	0,58824	0,34040	0,62588	0,67796	0,71041	1,73535	4,43296	1,59919
	C.V.	16,335	25,656	19,592	25,373	22,497	25,783	33,545	22,948	15,657
7 + 8	$\bar{x}$	5,254	2,887	2,902	3,150	3,592	3,140	3,764	8,706	7,863
	<i>n</i>	71	71	92	100	98	100	106	109	80
	S ²	0,56338	0,44427	0,33098	0,59343	0,67705	0,50545	1,26755	3,67227	1,38592
	C.V.	14,286	23,087	19,825	24,455	22,907	22,641	29,911	22,011	14,972
Σ	$\bar{x}$	5,199	2,865	2,887	3,186	3,678	3,120	3,877	8,582	7,863
	<i>n</i>	141	126	151	156	146	137	134	110	80
	S ²	0,38886	0,42165	0,35391	0,65554	1,69565	0,53134	2,32871	3,10792	1,38592
	C.V.	11,994	22,665	20,606	25,413	35,404	23,363	39,361	20,542	14,972

— ou bien il existait dans les souches utilisées deux catégories de larves effectuant un nombre différent de mues, comme dans notre cas. Là encore si nous calculons le rapport des dimensions des capsules céphaliques entre les derniers stades des 2 catégories larvaires nous obtenons une valeur de 1,062, assez proche de 1,087 obtenu par ANDERSON et MIGNOT (1970).

Il est à remarquer enfin que NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) passent directement d'un stade où les capsules céphaliques mesurent 0,2 mm (premier stade) à un stade où leur largeur atteint 0,4 mm, correspondant à un stade trois plus grand que pour tous les autres auteurs. Ainsi les sept stades décrits ne correspondent-ils pas à ceux observés dans les autres travaux.

2. Durée des stades (tabl. 2).

Nous avons comparé les durées des stades correspondants pour les larves qui effectuent six mues et pour celles qui en font sept (stades 1 entre eux, stades 2...) (fig. 4 a). Des comparaisons ont également été faites entre les durées des stades en partant de la fin de la vie larvaire (derniers stades entre eux, avant-derniers...). Nous parlerons alors de stades « décalés » (fig. 4 b).

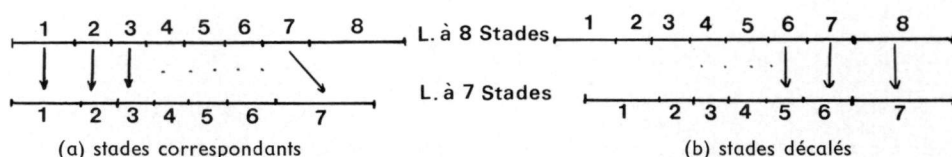


FIG. 4. — Principe de la comparaison des durées des différents stades entre les larves de *G. mellonella* présentant 7 stades et celles qui en ont 8

a : comparaison entre stades correspondants
b : comparaison entre stades « décalés »

Les résultats des analyses de variance sont consignés dans le tableau 2 bis et suggèrent les réflexions suivantes :

— importance primordiale du début de développement. En effet, en comparant les stades correspondants on observe une différence hautement significative essentiellement au niveau du premier stade et des deux derniers. Par contre, les comparaisons de stades « décalés » suppriment cette différence au niveau des deux stades terminaux. Ils semblent donc avoir « même valeur » pour les deux catégories. L'impression d'importance du début est confirmée par les comparaisons : durée totale de développement larvaire (ou larvo nymphal) en exceptant le premier stade des larves qui en ont sept et les deux premiers de celles qui en accomplissent huit. Il n'y a plus alors aucune différence entre les deux catégories ($p > 0,05$) (tabl. 2 bis, dernière ligne).

On retrouve donc ici la prééminence du début de la vie larvaire déjà soulignée à propos de l'étude des capsules céphaliques. La question peut alors être posée de savoir si c'est le déterminisme génétique qui implique le nombre de stades, ou si ce sont des causes externes qui, induisant un début de développement plus ou moins lent, conditionnent ensuite le nombre de stades. Nous reviendrons ultérieurement sur cette question (cf. Discussion).

Comparaison des durées des stades

7 : larves à 7 stades ; 8 : larves à 8 stades ; 1, 2, 3... : 1^{er}, 2^e, 3^e... stade. La partie gauche des stades « décalés » (derniers, avant-derniers... entre eux). Les durées sont comparées par sexe et sexe est envisagée. En cas de différences significatives ($p < 0,05$)

Observations		Interaction	Sexe	Série (larves à 7 stades)		
	P	P	P	7	P	8
		$> 0,05$	$\approx 0,05$	1	$< 0,001$	1
		$> 0,05$	$> 0,05$	2	$> 0,05$	2
$\delta 7 < \delta 8$ $\delta 7 = \delta 8$	$< 0,001$ $0,20 < p < 0,30$	$\approx 0,025$	$< 0,001$	3	$0,001 < p < 0,01$	3
		$> 0,05$	$> 0,05$	4	$> 0,05$	4
$\delta 7 > \delta 8$ $\delta 7 = \delta 8$	$0,001 < p < 0,01$ $0,30 < p < 0,50$	$0,01 < p < 0,025$	$> 0,05$	5	$> 0,05$	5
$\delta 7 > \delta 8$ $\delta 8 < \delta 7$	$\approx 0,05$ $\approx 0,05$	$0,010 < p < 0,01$	$> 0,05$	6	$< 0,001$	6
		$< 0,001$	$< 0,001$	7	$< 0,001$	7
						8
		$> 0,05$	$> 0,05$	C	$\approx 0,05$	C
Stades 2 à C inclus (larves à 7 stades) Stades 3 à C inclus (larves à 8 stades)						

— Différences sexuelles. La présence de nombreuses interactions significatives dans l'analyse de variance nous incite à penser que les individus des deux sexes n'évoluent pas de la même façon selon que l'on a affaire à des larves de sept ou huit stades. Ceci est confirmé par l'étude du tableau 2. Si, de toute façon, les femelles se développent plus lentement que les mâles, la différence est plus importante pour les animaux à 8 stades. Mais surtout, cette différence n'est pas acquise de manière semblable. Pour les chenilles à 7 stades ce sont les 3 premiers stades seulement (1 et 3 surtout) qui sont responsables du retard des femelles alors que, pour les chenilles effectuant sept mues, chaque stade (à l'exception du quatrième) y contribue un peu.

En ce qui concerne la durée de chaque stade, il est intéressant d'étudier les données de la littérature (CHASE, 1921 ; BORCHERT, 1933 ; PIEPHO, 1940 ; EL SAWAF, 1950 ; BECK, 1960 ; SEHNAL, 1965 ; ANDERSON et MIGNOT, 1970 ; MISHRA, 1971). Il importe toutefois de remarquer que les conditions d'élevage varient assez largement (tempé-

EAU 2 bis

entre les séries (larves à 7 et 8 stades)
che compare les stades correspondants (1^{ers}, 2^{es}... entre eux), la partie droite compare également comparées en fonction du sexe. L'interaction entre les facteurs série (0,05) les causes sont indiquées dans les colonnes « Observations ».

7 ou 8 stades)		Sexe	Interaction	Observations	
P	7	P	P		P
< 0,001	1	0,001 < p < 0,01	0,025 < p < 0,05	♂7 > ♂8 ♀7 > ♀8	< 0,001 < 0,001
> 0,05	2	> 0,05	> 0,05		
> 0,05	3	≈ 0,05	0,001 < p < 0,01	♂7 < ♀7 ♂8 = ♀8	< 0,001 0,50 < p < 0,90
< 0,001	4	> 0,05	> 0,05		
0,001 < p < 0,01	5	> 0,05	≈ 0,01	♂7 < ♂8 ♀7 = ♀8	< 0,001 ≈ 0,90
> 0,05	6	> 0,05	0,01 < p < 0,025	♂7 > ♂8 ♀7 = ♀8	0,01 < p < 0,02 0,10 < p < 0,20
> 0,05	7	> 0,05	≈ 0,01	♂7 = ♀7 ♂8 < ♀8	≈ 0,30 0,001 < p < 0,01
> 0,05		0,01 < p < 0,025	> 0,05	♂7 = ♀7 ♂8 < ♀8	0,30 < p < 0,50 ≈ 0,02

rature, alimentation, densité...) rendant ainsi les comparaisons difficiles. Tous les auteurs observent cependant le même phénomène : un premier stade assez long, suivi de quatre à cinq stades de durée beaucoup plus faible (le plus bref pouvant être plus ou moins proche du premier) enfin une augmentation de la durée, avec un dernier stade toujours de l'ordre de sept à huit jours. La seule exception est celle d'ANDERSON et MIGNOT (1970) qui mentionnent un premier stade de trois jours, puis les deux suivants de quatre jours. Cette particularité est difficile à expliquer par l'alimentation, le milieu de HAYDAK (1936) ou des compositions voisines ayant été utilisées également par EL SAWAF (1950) et SEHNAL (1965) sans qu'ils observent le même phénomène. Peut-être les larves n'ont-elles pas été prélevées immédiatement après l'éclosion ? Le temps de latence de 36 à 48 h avant le début de croissance dont il sera question au chapitre suivant serait ainsi supprimé. La phase effective de prise de poids est en effet de 3,5 jours environ pour le premier stade dans nos élevages.

La durée totale du développement larvaire enregistrée à 27,5°C (31,2 jours pour les larves à sept stades, 33,4 jours pour les autres) est proche de celle observée par d'autres auteurs pour des températures plus élevées : 34 jours à 33°C pour ANDERSON et MIGNOT (1973) 31,2 jours à 35°C pour les larves à neuf stades de CHASE (1921) et 27,7 jours pour les chenilles à huit stades du même auteur. Par contre, pour des températures voisines de celle que nous utilisons, les durées sont en général supérieures : 43,6 jours à 28,6°C dans le cas de EL SAWAF (1950), 30 à 43 jours à 27°C avec MISHRA (1971). Les différences entre les résultats de ces divers auteurs et les nôtres sont encore plus importantes, car dans un élevage de masse ou de groupe, la température régnant dans le récipient est supérieure à la température ambiante (cf. Discussion). Les comparaisons sont donc particulièrement difficiles. Cependant nos résultats paraissent assez en accord avec ceux de SEHNAL (1965) (22 à 27 jours à 30°C) et de BECK (1960) (20 jours environ à 35°C).

Notons pour terminer que, si nous représentons les dimensions des capsules céphaliques en fonction de la durée des stades et non plus de leur nombre (fig. 3 b), les courbes correspondant aux chenilles effectuant sept ou huit stades ne sont plus décalées dès le départ mais sont au contraire presque confondues jusqu'au quinzième jour de la vie larvaire. Ceci illustre bien la difficulté pratique qu'il y a à distinguer assez tôt les animaux qui auront sept stades et ceux qui en auront huit.

3. Poids au moment des mues (tabl. 3).

Il faut tout d'abord souligner que, s'il est très facile de peser des larves à l'éclosion ou dans les heures qui suivent car elles sont alors en déplacement incessant, il est beaucoup plus difficile de prélever les larves à partir du deuxième ou troisième jour car elles sont le plus souvent enfouies au sein de la cire ou du pollen et il est dange-reux de les en retirer. CHASE (1921) insistait déjà sur cette difficulté et NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) écrivaient « It was observed that removing larvae from the vessels in order to measure or weigh them often has a harmful effect on the normal course of their development ». Nous partageons absolument ce point de vue. Nous avons donc pesé seulement les larves qui sortaient spontanément de leur galerie (c'est ce qui explique le vide de certaines cases du tableau). Elles ont été remplacées immédiatement dans leur cellule d'élevage. Nous préférons cette solution à celle de la mesure de longueur qui présente les mêmes inconvénients et qui, de plus, est rendue très imprécise par les perpétuels mouvements d'allongement et de raccourcissement des larves.

Il existe une très grande variabilité individuelle des poids obtenus à chaque mue, les valeurs extrêmes allant fréquemment du simple au triple, parfois plus. Dès la deuxième mue, nous observons une différence significative entre les deux séries d'animaux (nous n'avons pas suffisamment de données concernant les larves à sept stades avant cette étape de leur développement pour savoir si cette distinction peut être plus précoce). Dès la quatrième mue les poids sont très différents ($p < 0,001$). Si l'on compare les stades « décalés » nous avons $p < 0,001$ jusqu'à l'avant-dernière mue incluse. Pour la dernière $0,001 < p < 0,01$.

En ce qui concerne le sexe, les poids sont significativement différents dès la quatrième mue pour les chenilles en effectuant six (nous ne pouvons préciser s'il en est ainsi antérieurement) alors qu'il faut attendre la dernière pour mettre en évidence une telle différence sexuelle chez les *G. mellonella* présentant huit stades.

TABLEAU 3. — Poids des larves de *G. mellonella* à l'éclosion, au moment des mues et en fin de croissance (en mg)
M₁, M₂, M₃... 1^{re}, 2^e, 3^e mue Autres abréviations : cf. tableau 1

		Éclosion	M ₁	M ₂	M ₃	M ₄	M ₅	M ₆	M ₇	Maximum
♂	$\bar{x}$					2,9874	12,643	45,286		
	Ext					2,07-4,75	7,7-26,2	22,9-69,1		
	n					29	28	28		
	S ²					$4,912 \cdot 10^{-1}$	$1,3965 \cdot 10^1$	$1,4497 \cdot 10^2$		
♀	C.V.					23,460	29,558	26,588		
	$\bar{x}$					3,7530	16,976	54,794		
	Ext					2,06-5,67	9,26-28,7	32,7-92,7		
	n					35	35	35		
♂ + ♀	S ²					$8,1416 \cdot 10^{-1}$	$2,1631 \cdot 10^1$	$1,5444 \cdot 10^2$		
	C.V.					24,042	27,397	22,680		
	$\bar{x}$					3,4061	15,050	50,568		
	n					64	63	63		
Σ	S ²					$8,0525 \cdot 10^{-1}$	$2,2654 \cdot 10^1$	$1,7051 \cdot 10^2$		
	C.V.					26,346	31,625	25,823		
	$\bar{x}$			0,28196	1,0233	3,3089	13,969	48,938		
	n			18	16	96	96	96		
Σ	S ²			$1,0442 \cdot 10^{-2}$	$1,4265 \cdot 10^{-1}$	$7,9977 \cdot 10^{-1}$	$1,9725 \cdot 10^1$	$1,715 \cdot 10^2$		
	C.V.			36,242	36,911	27,028	31,795	26,760		
♂	$\bar{x}$	0,02140	0,06700	0,22104	0,80910	1,8158	5,9473	19,390	52,342	127,991
	Ext	0,015-0,030	0,051-0,081	0,141-0,312	0,461-1,222	0,690-2,580	4,25-7,56	11,2-33,3	32,6-68	85,8-155
	n	15	9	24	40	37	22	30	19	23
	S ²	$1,9114 \cdot 10^{-5}$	$7,9 \cdot 10^{-5}$	$1,8726 \cdot 10^{-3}$	$5,2123 \cdot 10^{-2}$	$1,5974 \cdot 10^{-1}$	1,0907	$3,1462 \cdot 10^1$	$8,5059 \cdot 10^1$	$2,9295 \cdot 10^2$
♀	C.V.	20,430	13,266	19,577	28,217	22,011	17,561	28,928	17,620	13,373
	$\bar{x}$	0,02315	0,06957	0,21905	0,83378	1,8276	6,8043	21,630	60,015	169,420
	Ext	0,015-0,029	0,035-0,107	0,144-0,289	0,555-1,241	1,034-3,032	3,2-11,8	11,1-40	43,3-89	112-222
	n	24	14	19	32	42	31	41	26	29
♂ + ♀	S ²	$2,2989 \cdot 10^{-5}$	$5,458 \cdot 10^{-4}$	$2,0172 \cdot 10^{-3}$	$5,4280 \cdot 10^{-2}$	$2,2863 \cdot 10^{-1}$	5,4812	$4,0283 \cdot 10^1$	$1,3958 \cdot 10^2$	$9,7536 \cdot 10^2$
	C.V.	20,715	33,581	21,382	27,943	26,166	34,408	29,342	19,686	18,434
	$\bar{x}$	0,02247	0,06857	0,21619	0,82007	1,8221	6,4485	20,684	56,776	151,096
	n	39	23	43	72	79	53	71	45	52
Σ	S ²	$2,1697 \cdot 10^{-5}$	$3,5289 \cdot 10^{-4}$	$1,9205 \cdot 10^{-3}$	$5,2483 \cdot 10^{-2}$	$1,9397 \cdot 10^{-1}$	3,7845	$3,7296 \cdot 10^1$	$1,2879 \cdot 10^2$	$1,0936 \cdot 10^3$
	C.V.	20,726	27,398	20,271	27,936	24,172	30,168	29,526	19,989	21,886
	$\bar{x}$	0,02223	0,06683	0,20444	0,79792	1,8227	6,3520	21,001	56,698	
	n	108	65	86	137	130	78	90	51	
Σ	S ²	$2,4861 \cdot 10^{-5}$	$4,5861 \cdot 10^{-4}$	$4,9746 \cdot 10^{-3}$	$7,0954 \cdot 10^{-2}$	$2,5444 \cdot 10^{-1}$	4,9279	$3,5738 \cdot 10^1$	$1,4585 \cdot 10^2$	
	C.V.	22,435	32,044	34,499	33,383	27,675	34,948	28,467	21,300	

Nous avons porté sur la figure 5 *a* les poids en fonction des stades, en coordonnées semi-logarithmiques. Les points sont pratiquement alignés pour les deux catégories de larves (7 et 8 stades). La figure 5 *b* représente les poids (mêmes coordonnées) en fonction de la durée de développement (valeurs du tableau 2 sauf pour le dernier stade où se trouve indiquée la durée séparant la mue du moment du maximum de poids). Pour les larves à huit stades, tous les points sont sensiblement alignés sauf le premier (poids à l'éclosion) et les deux derniers.

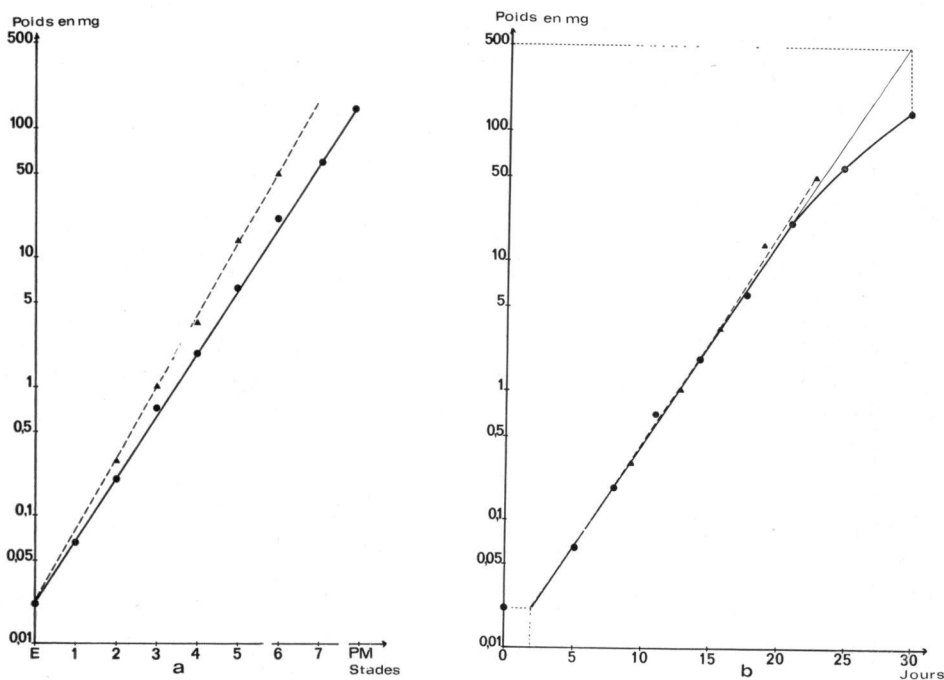


FIG. 5. — Poids des larves de *G. mellonella*

a : en fonction des stades

b : en fonction des durées de développement

E : éclosion

PM : Poids maximum

▲ ———— ▲ Larves à 7 stades (♂ et ♀ groupés)

● ———— ● Larves à 8 stades (♂ et ♀ groupés)

La droite passant au plus près des points médians coupe la parallèle à l'axe des x d'ordonnée $22 \mu\text{g}$ (poids à l'éclosion) en un point d'abscisse compris entre 36 et 48 h. Or, après la naissance, avant de commencer à se nourrir, les jeunes larves traversent une phase errante. Des pesées biquotidiennes de ces chenilles révèlent que certaines commencent à prendre du poids au bout de 12 h alors que d'autres ne manifestent un début de croissance qu'après 48 h seulement ; la moyenne correspond approximativement à 36 h. Le décalage du premier point de la courbe se trouve ainsi expliqué. A partir de ce moment la croissance est exponentielle (si l'on ne tient compte que des poids au moment des mues).

En ce qui concerne la fin de la vie larvaire, deux causes au moins peuvent expliquer l'inflexion de la courbe traduisant un ralentissement marqué de la croissance :

— le dernier stade est plus long que les autres et la prise de poids des larves cesse de façon plus progressive à l'approche du filage du cocon de nymphose qu'avant les mues larvaires ;

— ALLEGRET (1956) a insisté sur le fait que le dernier stade larvaire et une partie de celui qui précède ont une valeur physiologique différente de celle des précédents ; c'est une période à caractère prénymphal plus que larvaire. Ceci implique des modifications métaboliques et dès 1931 TEISSIER a souligné la notion de discontinuité à la fois morphogénétique et physiologique. Il situait cette discontinuité chez *G. mellonella* entre 50 et 100 mg et en moyenne autour de 60 mg. Ceci correspond pratiquement au moment de la dernière mue et donc au point où l'inflexion de la courbe s'accroît.

Pour les larves de sept stades, les points dont nous disposons sont également à peu près alignés. Nous n'avons que peu de valeurs du poids à l'éclosion mais elles sont tout à fait comparables à celles observées pour les larves à huit stades. Les courbes sont donc vraisemblablement très voisines, sinon confondues jusqu'au dixième jour environ. Les quelques animaux pesés en fin de croissance indiquent une inflexion semblable à celle évoquée pour les larves à huit stades.

Peu d'auteurs ont, à notre connaissance, réalisé une étude précise des poids, sauf au dernier stade : NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) en pesant un échantillon de quelques centaines de larves à l'éclosion indiquent un poids moyen par individu de 0,01 à 0,02 mg : nos chiffres sont un peu supérieurs mais tout à fait compatibles. Quant aux poids au moment des mues 3 à 6 de ces auteurs (qui correspondent en fait aux mues 4 à 7 dans notre souche), ils sont un peu supérieurs à ceux que nous observons mais ceci peut s'expliquer par le nombre assez réduit d'animaux (16) utilisés par NIEMIERKO et CEPELEWICZ. De plus nous avons perturbé très souvent les larves pour les peser et comme nous l'avons déjà précisé ceci a un effet néfaste sur leur croissance pondérale.

BECK (1960) a donné une courbe du poids (ordonnée logarithmique) en fonction de l'âge. Les comparaisons précises ne sont pas possibles en ce qui concerne les premiers stades car il donne les poids en fonction du nombre de jours, sans préciser exactement les mues et il procède à 35°C où la durée totale de la croissance est de 15 jours seulement. Un point est cependant à souligner : BECK observe la même inflexion de la courbe autour de 20 à 30 mg ; s'il prolonge la droite joignant les autres points il arrive à un poids maximum de 500 mg. Nous obtenons exactement la même valeur (ligne en trait fin de la figure 5 b).

Ainsi la chenille de *G. mellonella* passe en 29 j d'un poids de 22 µg environ à l'éclosion à 150 mg en fin de croissance. Nous verrons plus loin (chapitre II A et B) que ce poids atteint 165 mg pour les larves isolées plus tardivement, et 227 mg (tabl. 7) pour les animaux actuellement en expérience⁽¹⁾. Nous sommes donc en présence d'une croissance de 10 000 fois environ, comparable aux plus fortes enregistrées chez les insectes (GRENIER et coll., 1973) à l'exception de *Cossus cossus* (72 000 fois mais en trois ans).

II. — Animaux isolés à différents stades de leur vie larvaire

L'élevage individuel, s'il permet de retracer avec précision l'histoire de chaque animal, oblige ce dernier à vivre dans des conditions d'isolement tout à fait anor-

(¹) Ces poids correspondent aux plus forts enregistrés par DADD (1966) testant différents types de régimes alimentaires.

males et bien des auteurs (PIEPHO, 1940 ; SEHNAL, 1965 ; SKOPTSOV, 1968) se sont demandés si ces dernières avaient une influence sur les caractéristiques des larves. Pour tenter de répondre à cette question nous avons procédé à des mises en élevage individuel à partir de l'antépénultième mue et à partir de la dernière.

Mais, à l'inverse, il convient de remarquer que le fait d'isoler une larve supposée être à un stade donné en raison de ses caractéristiques (et qui se comportera effectivement comme une chenille de ce stade), n'implique pas obligatoirement qu'elle a eu, avant l'isolement, le développement rigoureux supposé. Il subsiste une incertitude et les résultats obtenus à partir des larves isolées en cours de développement ne doivent pas être mis sur le même plan que ceux qui proviennent des animaux placés en élevage individuel dès l'éclosion. Leur étude permet cependant de réaliser d'utiles comparaisons.

A) *Larves isolées avant l'antépénultième mue.*

Quelques animaux ayant été prélevés au stade antérieur leurs caractéristiques figurent également sur le tableau 4 (partie supérieure) indiquant les dimensions des capsules céphaliques, les durées des stades et les poids au moment des mues.

1. *Larves à 7 stades.*

Leur nombre étant réduit (24 sur 180) nous n'avons porté que les données concernant mâles et femelles groupés. Les capsules céphaliques ont même largeur que celles des animaux en élevage individuel (tabl. 1) pour le cinquième stade ; elles sont plus petites au sixième ($0,001 < p < 0,01$) et au septième ($0,01 < p < 0,02$). Les poids à l'avant-dernière mue sont plus faibles ($0,01 < p < 0,02$) mais ne sont pas significativement différents pour la dernière ($0,30 < p < 0,50$).

2. *Larves à 8 stades.*

a) *Capsules céphaliques* : les dimensions sont supérieures à celles de la série d'élevages individuels complets ($p = 0,01$ pour le stade 5 ; $p < 0,001$ pour les stades 6 et 7) mais les valeurs ne sont pas différentes au dernier stade ($p > 0,05$). Nous retrouvons la différence en fonction du sexe, très significative dès le septième stade.

b) *Durées* : dans tous les cas la durée est supérieure à celle du stade correspondant dans la série d'élevages individuels, de 0,4 à 0,5 jours environ. Ces différences sont très significatives ($0,001 < p < 0,01$) sauf pour le stade 8 ($p \simeq 0,10$) et persistent au stade nymphal. Il faut toutefois remarquer que les larves ont été pesées deux fois par jour alors qu'elles ne l'étaient qu'au moment des mues dans le cas des élevages individuels complets (sauf au dernier stade où une pesée quotidienne permettait de déterminer le poids maximum). Nous verrons dans la discussion l'importance de ces manipulations.

c) *Poids* : les chiffres sont un peu supérieurs à ceux de la série « élevages individuels » mais les différences ne sont jamais significatives ($p > 0,05$ dans tous les cas sauf à propos des poids maximums où $p \simeq 0,05$). La différence en fonction du sexe n'est significative qu'à partir de la dernière mue ($p < 0,001$) comme dans le cas des élevages individuels.

TABLEAU 4

Dimension des capsules céphaliques (en 0,01 mm), durée des stades (en jours) et poids des larves (en mg) de *G. mellonella* au moment des mues

Partie supérieure : larves isolées à la 4^e ou 5^e mue et effectuant 7 stades (1^{re} ligne) ou 8 stades.

Partie inférieure : larves isolées à la dernière mue. Abréviations : cf. tableau 1

		Capsules céphaliques				Durée des stades				Poids			
		5 ^e St	6 ^e St	7 ^e St	8 ^e St	6	7	8	C	5 ^e mue	6 ^e mue	7 ^e mue	poids max.
♂ + ♀	$\bar{x}$	81,125	120,958	181,000						11,653	46,230		
	Ext	71-88	110-138	166-199						7,9-19,3	31-63,7		
	n	24	24	22						19	20		
	S ²	21,76630	63,86776	94,38095						11,99819	97,64221		
	C.V.	5,751	6,607	5,367						29,726	21,374		
♂	$\bar{x}$	73,800	103,365	145,581	190,750	3,405	3,965	8,781	8,078	6,773	20,126	53,941	134,433
	Ext	66-80	90-118	133-163	175-203	2-5	3-6	6-13	7-9,5	4,1-10,3	11,4-43,1	30,6-76,0	90-191
	n	15	74	74	72	37	57	32	32	15	73	73	30
	S ²	18,17143	46,75546	44,30155	65,90845	0,58108	0,69518	3,72480	0,29209	2,10067	42,28751	77,59273	653,15058
	C.V.	5,776	6,615	4,572	4,256	22,387	21,028	21,979	6,690	21,398	32,311	16,330	19,011
♀	$\bar{x}$	72,533	103,625	148,917	200,972	3,714	4,367	9,645	8,565	7,493	21,506	64,473	187,514
	Ext	65-78	90-118	125-163	180-218	2-6	2-8	6-14	7-10,5	4,1-12,8	11,5-42,7	42,1-90,0	113-248
	n	15	72	72	71	35	60	31	31	15	72	72	37
	S ²	19,40952	51,75880	57,51408	76,39919	0,91597	1,11751	4,03656	0,51237	5,26495	32,38206	130,57296	1 088,47897
	C.V.	6,074	6,943	5,093	4,349	25,769	24,207	20,831	8,357	30,621	26,459	17,723	17,395
♂ + ♀	$\bar{x}$	73,167	103,493	147,226	195,825	3,556	4,171	9,206	8,317	7,133	20,812	59,171	163,746
	n	30	146	146	143	72	117	63	63	30	145	145	67
	S ²	18,55747	48,89995	53,26580	96,91993	0,75743	0,94466	4,00512	0,45405	3,68989	37,58993	131,10082	1 587,94979
	C.V.	5,888	6,757	4,957	5,027	24,474	23,302	21,739	8,102	26,929	29,459	19,351	24,336
♂	$\bar{x}$				193,283			9,291	8,082			58,455	135,727
	Ext				165-218			6-12	6,5-10			50-83	82-204
	n				53			55	55			55	55
	S ²				149,05298			2,42306	0,63670			73,32660	648,79461
	C.V.				6,317			16,754	9,873			14,649	19,196
♀	$\bar{x}$				204,750			9,949	8,846			65,706	189,559
	Ext				180-229			7,5-13	7-11			50-82	67-258
	n				64			68	68			68	68
	S ²				152,44444			2,28462	0,87505			79,13609	1 558,57858
	C.V.				6,030			15,192	10,575			13,539	20,827
♂ + ♀	$\bar{x}$				199,556			9,654	8,504			62,463	165,488
	n				117			123	123			123	123
	S ²				182,47318			2,43496	0,90777			89,02119	1 865,5025
	C.V.				6,769			16,164	11,204			15,105	26,098

B) *Larves isolées lors de la dernière mue larvaire.*

1. *Choix des larves.*

Lors des premiers travaux expérimentaux réalisés sur *G. mellonella* nous avons toujours choisi des larves dont le poids au moment de la dernière mue était compris entre 50 et 85 mg. En effet en prenant des larves plus légères nous avions de temps à autre des animaux venant d'effectuer non leur dernière mue mais seulement l'avant-dernière. Ces larves mueaient ensuite lorsque leur poids atteignait 85 à 110 mg. Nous avons cependant voulu connaître les conséquences de cette « sélection ». Un échantillon de 880 larves a été prélevé dans l'élevage de masse, juste avant la dernière mue larvaire. Les poids ont tous été notés à la mue et ces animaux conservés jusqu'au stade nymphal afin de déterminer le sexe. De plus 229 de ces larves ont été pesées quotidiennement permettant ainsi de connaître le poids maximum atteint par chacune. Les résultats sont portés sur le tableau 5. Figurent également les valeurs correspondantes concernant le même lot de larves, après élimination des individus dont le poids à la mue était inférieur à 50 mg ou supérieur à 85 mg. Il est ainsi possible de mesurer les effets du choix des larves sur certains paramètres.

2. *Conséquences de ce choix.*

Outre la diminution du risque de prendre des larves « anormales » (soit des animaux du stade précédent qui seraient extrêmement gros, soit des chenilles ayant effectué une mue surnuméraire), elles se manifestent à plusieurs niveaux :

— modification de la moyenne dans le sens de l'augmentation pour les mâles (élimination des animaux de poids faible surtout) et de la diminution pour les femelles (ce sont essentiellement de gros animaux qui ne sont pas pris). Il en est de même pour les poids maximums. Il est tout de même important de constater que les moyennes obtenues ne sont pas significativement différentes, tout particulièrement la moyenne globale ;

— modification de la sex ratio ; cette méthode arbitraire élimine plus de mâles (14,46 p. 100) que de femelles (6,89 p. 100). Or nous avons déjà plus de femelles que de mâles dans l'échantillon. Ceci s'est trouvé confirmé dans presque tous les cas de tri à la dernière mue larvaire. Au contraire, s'agissant des élevages individuels dès l'éclosion ou à partir de l'antépénultième mue la sex ratio est voisine de 1 (cf. tabl. 1, 2, 4). Il faut sans doute incriminer le fait que, en triant les animaux avant la dernière mue, nous devons éliminer involontairement ceux de poids plus faible car ils risquent d'être seulement à l'avant-dernière mue : ce sont surtout des mâles qui ne sont pas retenus. Nous avons ainsi le plus souvent dans nos séries expérimentales un indice andrique compris entre 0,75 et 0,85. Ce dernier varie selon les auteurs : 1,139 pour MILUM et GEUTHER (1935), 0,848 pour MARSTON et CAMPBELL. Il est sans doute fonction des souches utilisées et des conditions d'élevage. BALAZS (1958) indique une valeur de 1,053 dans le cas d'alimentation sur cire et 0,890 avec un régime artificiel ;

— modification du rapport : nombre de larves à 7 stades/nombre de larves à 8 stades. Les premières étant en effet plus petites vont se trouver préférentiellement éliminées comme les mâles et pour les mêmes raisons. Or sans aucun tri nous avons environ 12 p. 100 d'animaux à 7 stades (fluctuation de 4 à 25 p. 100 d'une génération à une autre, sauf exception dont nous reparlerons dans la discussion). De ce fait nous pouvons penser qu'après tri il existe moins de 10 p. 100 de larves effectuant 7 stades.

TABLEAU 5

Conséquences du tri des larves de G. mellonella à la dernière mue larvaire

Le tri des larves consiste à éliminer celles dont le poids est inférieur à 50 mg ou supérieur à 85 mg lors de la dernière mue (cf. texte).

Les poids sont exprimés en mg. ♂/♀ : indice andrique. Abréviations : cf. tableau 1. La dernière ligne est un rappel des valeurs de la partie inférieure du tableau 4 destiné à faciliter les comparaisons.

			Poids à la dernière mue larvaire				Poids maximum			
			♂	♀	♂ + ♀	♂/♀	♂	♀	♂ + ♀	♂/♀
Lot de 880 larves	Larves non triées	$\bar{x}$	58,676	66,678	63,032	0,837	137,327	196,304	169,520	0,832
		Extrêmes	40-99	45-104	40-104		55-224	67-328	55-328	
		<i>n</i>	401	479	880		104	125	229	
		S ²	100,2446	125,0010	129,4961		834,2222	1 724,6649	2 180,8823	
		C.V.	17,064	16,768	18,054		21,032	21,155	27,548	
	Larves triées	$\bar{x}$	59,627	65,543	62,971	0,769	139,022	194,017	169,692	0,793
		% éliminé	14,46	6,89	10,34		11,54	7,20	9,17	
		<i>n</i>	343	446	789		92	116	208	
		S ²	60,5796	87,0982	84,0893		746,6149	1 659,7041	1 999,9435	
		C.V.	13,053	14,239	14,562		19,655	20,998	26,354	
123 larves	123 larves triées	$\bar{x}$	58,455	65,706	62,463	0,809	135,727	189,559	165,488	
		C.V.	14,649	13,539	15,105		19,196	20,827	26,098	

3. Caractéristiques des larves choisies.

Pour les comparer aux élevages individuels portant sur la totalité des stades ou sur les 2 ou 3 derniers, nous avons utilisé 123 larves pesant entre 50 et 85 mg à la dernière mue ; l'échantillon a ainsi une taille assez proche de celle des précédents. Les valeurs correspondantes ont été portées sur le tableau 4 (partie inférieure). Moyennes et coefficients de variation ont également été reportés au bas du tableau 5 pour faciliter les comparaisons.

a) *Capsules céphaliques* : leur taille est légèrement supérieure à celle des larves des autres séries. Si l'on compare avec les élevages individuels dès l'antépénultième stade (tabl. 4, partie supérieure) $0,001 < p < 0,01$. Par contre vis-à-vis des larves en élevage individuel complet (tabl. 1) la différence n'est pas significative. Il semble donc que l'influence de l'isolement soit très réduite en ce qui concerne ce caractère.

b) *Durées* : le dernier stade larvaire est un peu plus long que dans le cas des élevages individuels à partir de la fin du cinquième stade mais la différence n'est pas significative ($p > 0,05$). Par contre la durée est supérieure à celle de la période correspondante des larves isolées dès l'éclosion ($p < 0,001$). Mais les larves ont été pesées deux fois par jour et la réserve énoncée précédemment s'applique ici.

Le stade nymphal a la même durée que pour les animaux isolés à l'antépénultième stade.

Là encore il ne semble pas que l'isolement ait une influence importante sur la durée, et, en tout cas, il ne la prolonge pas.

c) *Poids* : les animaux, lors de la dernière mue larvaire, sont un peu plus lourds que ceux isolés en fin de cinquième stade ($0,001 < p < 0,01$). Mais il n'y a plus de différence en ce qui concerne le poids maximum. De plus, les chenilles prélevées à la septième mue seulement ont été triées (poids compris entre 50 et 85 mg). Si on élimine dans les élevages de chenilles isolées à l'antépénultième stade celles qui pèsent moins de 50 mg ou plus de 85 mg, les moyennes ne sont alors plus significativement différentes ($p > 0,05$).

La comparaison avec les larves isolées dès l'éclosion montre au contraire que les poids sont différents pour la dernière mue larvaire ($p < 0,01$) même après élimination des animaux dont le poids n'est pas compris entre 50 et 85 mg ($0,025 < p < 0,05$). Il en est de même pour le poids maximum ($0,001 < p < 0,01$). Il convient cependant de ne pas oublier que plus l'élevage individuel est précoce, plus les manipulations sont nombreuses, ce qui peut influer sur la croissance des larves.

En résumé, l'isolement semble avoir une influence très limitée sur la taille des capsules céphaliques ; il paraît diminuer quelque peu la durée de développement et le poids maximum des larves. Cette action est d'autant plus importante que l'isolement est plus précoce.

DISCUSSION

Nous aborderons successivement les 5 points suivants :

- A. Le déterminisme du nombre de mues ;
- B. Les mues supplémentaires ;

- C. La diapause prénymphale ;
- D. L'influence de l'isolement ;
- E. La variabilité des caractères observés.

A. — *Le déterminisme du nombre des mues*

Nous avons signalé qu'il existe dans notre élevage de *G. mellonella* des animaux effectuant 6 mues larvaires, d'autres 7. Il a également été souligné que les durées du premier stade sont différentes pour les 2 catégories et que, les capsules céphaliques mises en place lors de la première mue sont également de tailles différentes. Il est donc possible, statistiquement, de distinguer dès ce moment les larves qui auront 7 stades de celles qui en auront 8. Le déterminisme du nombre de mues est donc précoce et on peut se demander s'il est d'ordre génétique ou si ce sont des facteurs externes qui, en induisant un début de développement plus ou moins lent, conditionnent le nombre de mues.

1. *Le déterminisme est-il génétique ?*

Le tableau 6 résume la situation actuelle de notre élevage individuel. En septembre 1972, 62 larves furent isolées au quatrième stade. Parmi les 47 adultes issus de larves à 8 stades, un seul couple fut utilisé en octobre 1972 et ne donna, parmi les descendants utilisés que des larves à 7 stades. A partir de cette deuxième génération nous avons utilisé toujours au moins 4 couples parentaux. L'observation du tableau 6 montre que les descendants des couples à 7 stades de novembre 1972 furent essentiellement des larves à 8 stades. Jusqu'en septembre 1973 (9^e génération) le nombre de chenilles à 7 stades est resté limité (mais avec des fluctuations assez marquées : 4,3 à 27,6 p. 100. A la dixième génération, en partant de 5 couples, tous issus de larves à 8 stades, nous avons obtenu la quasi totalité (97,8 p. 100 de chenilles à 7 stades et les adultes issus de ces dernières n'ont donné que 5,3 p. 100 d'animaux à 7 stades à la onzième génération et aucun animal à 7 stades à la douzième génération.

Nous n'avons donc pratiquement aucune influence de la sélection quant au nombre de stades. Nous pouvons remarquer également qu'il ne nous a jamais été possible de poursuivre au-delà de la deuxième génération des lignées à 7 stades car le nombre des descendants est en général faible et il y a le plus souvent un grand nombre de mâles par rapport aux femelles. Ce fait a d'ailleurs été souvent signalé par divers auteurs.

Mais ceci n'est pas général (voir les générations 1, 2, 10 par exemple). Il est donc vraisemblable que le déterminisme du nombre de mues n'est pas d'origine génétique.

2. *Les causes du déterminisme.*

Elles sont obligatoirement épigénétiques. Nous avons donc tenté de standardiser les conditions d'élevage en maîtrisant au maximum les facteurs externes : les larves, issues de parents connus, âgées de moins de six heures lors de la mise en élevage individuel, reçoivent des quantités égales de cire provenant de la même plaque, le même poids de pollen dont les grains ont été triés et humidifiés de la même façon. Les larves d'élevage sont placées sur un même plateau dans une étuve. Dans ces conditions on obtient encore des larves à 7 stades et d'autres à 8.

Si on donne comparativement du pollen non humidifié, la plupart des larves meurent sans avoir effectué la première mue. Cependant, celles qui l'accomplissent avec un retard important (8 à 13 jours au lieu de 4 à 7) peuvent ensuite avoir un développement normal, généralement avec 8 stades, parfois avec 7.

De plus, si les conditions expérimentales étaient en cause, on pourrait s'attendre au fur et à mesure de la poursuite des élevages, à voir disparaître progressivement une catégorie de larves. Il n'en est rien, que ce soit dans la souche élevée individuellement ou dans les élevages individuels réalisés à partir d'adultes prélevés dans l'élevage de masse.

TABLEAU 6

Succession des générations de G. mellonella maintenues en élevage individuel permanent

7 : larves à 7 stades

8 : larves à 8 stades

% L 7 : pourcentage de larves à 7 stades

Date	N° de la génération	Larves à 7 stades				Larves à 8 stades			L 7 (%)
		♂ + ♀	♂	♀		♂ + ♀	♂	♀	
10-72	I	15	7	8	7 → 8	47	21	26	24,19
11-72	II	31	8	23	7 → 8	0	0	0	100
01-73	III	13	11	2	7 → 8	48	20	28	21,31
02-73	IV	9	8	1	7 → 8	55	31	24	14,06
04-73	V	3	3	0	7 → 8	24	11	13	11,11
05-73	VI	8	7	1	7 → 8	21	10	11	27,59
07-73	VII	2	2	0	7 → 8	44	22	22	4,35
08-73	VIII	9	5	4	7 → 8	35	15	20	20,45
09-73	IX	5	3	2	7 → 8	38	12	26	11,63
11-73	X	88	41	37	7 → 8	2	1	1	97,78
12-73	XI	3	2	1	7 → 8	54	27	27	5,26
02-74	XII	0	0	0	7 → 8	108	49	59	0
TOTAL		186	97	79		476	219	257	28,097

Il est donc impossible dans les conditions actuelles de l'analyse de répondre à cette question du déterminisme du nombre de mues larvaires. Ce qui ne signifie pas pour autant qu'un facteur tel que l'alimentation ne puisse influencer sur le nombre des mues chez *G. mellonella* (ALLEGRET, 1963 ; SEHNAL, 1965) *Bombyx mori* (KATO et SUMIMOTO, 1968) *Pyrausta* (BECK, 1950). Il s'agit alors de mues supplémentaires et non de mues « normales ».

B. — Les mues supplémentaires

1. Dans les élevages individuels complets.

Nous venons d'insister sur le fait que, avec la souche de *G. mellonella* et les conditions expérimentales utilisées il existe des animaux ayant *normalement* 7 stades larvaires, d'autres 8. Mais nous avons obtenu également des mues supplémentaires selon 4 modalités différentes.

a) Mues redoublées.

Deux mues peuvent intervenir de façon consécutive pour lesquelles la capsule céphalique a pratiquement la même dimension. Citons par exemple les dimensions des diverses capsules abandonnées par une même larve : 0,20-0,25-0,36-0,45-0,63-0,90-1,45-1,50-2,06. Nous sommes donc en présence d'une chenille ayant effectué 9 stades ; il s'agit en fait d'une larve à 8 stades ayant redoublé sa septième mue. Ces larves ne s'alimentent pas ou peu pendant le premier des deux stades redoublés, ont fréquemment des mandibules dont le mouvement semble anormal. Après 2 à 4 jours pendant lesquels le poids reste à peu près constant (2 jours dans l'exemple cité), une nouvelle mue redonne à l'insecte un comportement alimentaire normal et, par voie de conséquence une reprise de la croissance.

b) Mues régressives.

On peut observer le même phénomène mais, après une mue redoublée, l'alimentation et la croissance ne reprennent pas. L'animal effectue alors une série de mues séparées de 3 à 8 jours environ, au cours desquelles la capsule céphalique reste d'abord sensiblement de même taille avant de se réduire, le poids diminuant progressivement. Ces mues régressives conduisent inéluctablement à la mort. En voici un exemple ; les chiffres entre parenthèses indiquent le poids en mg au moment de la mue : 0,20-0,26-0,36 (1,28)-0,55 (1,78)-0,65 (5,66)-0,99 (6,0)-1,06 (7,1)-1,05 (6,4)-1,01 (6,1)-0,95 (4,8). ALLEGRET (1954) en recueillant les exuvies mandibulaires de larves isolées sur cire pure observe le même phénomène.

c) Mues de compensation.

Certaines larves, lors d'une mue, vont mettre en place une capsule plus petite que normalement, ce retard s'accroissant à la mue suivante... jusqu'à ce que la chenille retrouve une capsule correspondant à un stade déterminé ; elle continuera alors son développement de façon comparable à celui des autres larves. Voici un exemple dans lequel il a fallu 4 mues pour passer du quatrième au septième stade : 0,19-0,24-0,37-0,50 = 0,60-0,80-1,38 = 1,58-2,02 ou encore 0,20-0,25-0,32-0,38-0,57 = 0,68-1,07-1,53-1,95 où la larve a mué 4 fois pour passer du deuxième au cinquième stade « normal ». DROOZ (1965) chez *Ennomos subsignarius* obtient des stades supplémentaires intercalés entre deux stades typiques.

Il peut y avoir combinaison des premier et troisième types de mues supplémentaires ; par exemple : 0,19 (1)-0,23 (2)-0,23 (2')-0,30-0,35 (3)-0,50 (4)-0,70 (5)-0,95 (6)-1,36 (7)-1,81 (8).

Ces divers types représentent un pourcentage restreint du nombre de larves

(3 p. 100 environ) mais il est évident que, hors d'un élevage individuel rigoureux, il serait bien délicat d'affecter une capsule céphalique à un stade déterminé, ou de mettre en évidence que certaines larves ont eu 8 mues.

KAMEL et HASSANEIN (1968) rapportent l'existence d'un nombre très variable de mues chez *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera Galleriidae). Il convient cependant de signaler que sur plus d'une centaine de larves néonates, 24 seulement nymphosèrent après 9 à 24 mues. Une telle dispersion ne peut manquer de suggérer que les conditions de l'élevage ne sont vraisemblablement pas maîtrisées.

d) *Mue surnuméraire.*

Nous avons eu enfin une larve (sur les 227 utilisées pour cette étude) chez qui une mue est intervenue alors que sa capsule céphalique atteignait 1,88, soit la valeur normale d'un dernier stade. La nouvelle capsule mise en place avait une largeur de 2,14 mm, donc comprise dans l'intervalle séparant les valeurs extrêmes d'un huitième stade normal (1,58-2,22). Nous retrouvons ici des valeurs rappelant celles données par NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) et par ANDERSON et MIGNOT (1970) mais à titre tout à fait exceptionnel.

2. *Cas des larves isolées à l'antépénultième stade.*

Sur les 156 chenilles présentant normalement 8 stades larvaires, nous avons obtenu 1 mue redoublée et 9 mues supplémentaires affectant le dernier stade, c'est-à-dire chez des animaux dont la largeur de capsule céphalique est comprise entre 1,81 et 2,14 mm (moyenne 1,925). Après la mue les capsules ont des largeurs comprises entre 2,01 et 2,31 (moyenne 2,181) soit comme dans le cas rapporté à propos des élevages individuels, des chiffres rappelant les données de NIEMIERKO et CEPELEWICZ (1950) et ANDERSON et MIGNOT (1970) ; mais cette fois le pourcentage est beaucoup plus élevé (5,77 p. 100). Or les larves de ce lot expérimental ont subi un passage accidentel de 24 h à + 4°C. Afin de savoir si ce traitement était responsable du pourcentage anormalement élevé de mues supplémentaires, nous avons entrepris une série d'essais. Ces derniers seront analysés dans un prochain travail. Mais nous pouvons dès maintenant indiquer que des mues supplémentaires peuvent effectivement être induites par un passage de 24 h à + 4°C ; l'âge des larves au moment du traitement est déterminant et le pourcentage de mues supplémentaires dépasse 50 p. 100 lorsque les *G. mellonella* traitées ont entre 48 et 60 h avant la dernière mue larvaire.

C. — *La « diapause » prénymphale*

Si la plupart des chenilles de *G. mellonella* se transforment en chrysalides 3 à 6 jours après avoir atteint leur poids maximum, il existe dans nos élevages un certain nombre de larves qui évoluent différemment. Après une croissance tout à fait normale (dimension des capsules céphaliques, poids, durée des stades, début du filage) elles n'achèvent pas leur cocon dans les délais habituels mais tissent une galerie tout autour de la boîte de Pétri leur servant de récipient d'élevage. Ces animaux peuvent rester en l'état plusieurs semaines. Ils achèvent ensuite leur cocon et peuvent se nymphoser assez vite ou rester à nouveau quelques semaines dans leur cocon achevé (stade LCTm). De toute façon ils donnent des chrysalides puis des papillons normaux et fertiles.

Plusieurs auteurs ont remarqué cet allongement du stade prénymphal et PIEPHO (1940) a parlé de diapause. SEHNAL (1965) reprend ce terme car il est possible d'induire ce phénomène par des fluctuations de la température. HAYDAK (1936), ROY (1937), MARSTON et CAMPBELL (1973) invoquent la qualité de la nourriture et ALLEGRET (1951-1954) souligne l'importance de l'excrétion par les glandes séricigènes et les tubes de Malpighi. EDWARDS (1966) montre qu'il est possible d'inhiber la mue nymphale en restreignant les mouvements des larves ; il les fixe avec du ruban adhésif. WOOLEVER et PIPA (1970) en diminuant considérablement le volume libre offert aux chenilles, retardent la mue nymphale de plusieurs semaines et même de plusieurs mois si les récipients d'élevage sont complètement remplis de nourriture. SEHNAL et EDWARDS (1969) ALEXANDER (1970) BECK (1970) PIPA (1971) arrivent à la conclusion que ce sont des changements dans les influx proprioceptifs qui sont à l'origine de l'inhibition de la mue, mais l'accord n'est pas réalisé en ce qui concerne le mécanisme exact.

Toutes les causes évoquées ici sont sans aucun doute susceptibles d'entraîner l'allongement du stade prépupe. Mais dans notre cas les larves reçoivent une alimentation de même qualité, sont élevées à la même température. Elles filent une quantité importante de soie et leurs tubes de Malpighi sont fonctionnels. Pendant les semaines que dure cet état les chenilles filent, excrètent, se nourrissent (beaucoup moins que pendant la phase de croissance mais de façon indiscutable), déploient une certaine activité ; nous les avons qualifiées de « larves tournantes » car elles font le tour de la boîte de Pétri, dans leur galerie de soie, pendant des périodes très longues. Leur poids reste sensiblement constant, à quelques fluctuations près.

La proportion de ces « larves tournantes » (0 à 40 p. 100 suivant les cas) est extrêmement variable selon les séries expérimentales, les périodes... Nous n'avons pour l'instant aucune explication de ce phénomène et de ses variations. Nous pouvons seulement remarquer :

- qu'il ne s'agit pas en fait d'une véritable diapause, que ce soit selon la définition de MÜLLER (1966) reprise par THIELE (1973) ou d'après celle de MANSINGH (1971) ;

- que la température n'est sûrement pas un facteur déclenchant obligatoire (que ce soit une température plus haute ou plus basse que celle de l'élevage normal, ou des fluctuations). On trouve en effet de telles « larves tournantes » dans les élevages individuels où la température est 27,5°C avec des fluctuations journalières pour l'observation des chenilles. Mais toutes les larves subissant ces fluctuations ne sont pas intéressées par l'allongement du stade prénymphal.

On en trouve également dans les élevages de masse où la température est plus élevée (27,5°C dans l'étuve mais 30 à 38°C dans les bocalux) et les fluctuations beaucoup moins nombreuses. Il en existe enfin dans les élevages conduits entre 20 et 25°C, avec ou sans fluctuation (PLANTEVIN non publié) :

- que cette « dormance » (au sens défini par THIELE (1973) d'après MÜLLER (1966) se situe toujours chez des larves ayant atteint leur poids maximum et restant à ce niveau pondéral. Il n'est donc pas possible de parler de retard ou d'arrêt de croissance ; il s'agit en fait d'un arrêt de développement, en fin de croissance ;

- que le déterminisme de l'apparition des « larves tournantes » est vraisemblablement d'origine externe car il affecte, en général au même moment, des larves issues de l'élevage de masse et des chenilles en élevage individuel depuis plusieurs générations. Mais il ne paraît être ni thermique, ni hygrométrique, ni photopériodique.

D. — Influence des conditions de l'isolement

Nous avons vu que, d'une façon générale, plus l'isolement est précoce, plus les poids à la dernière mue larvaire est faible sans que, toutefois, les différences soient très importantes. Se trouve donc posé le problème de l'influence de l'isolement.

Plusieurs auteurs l'ont abordé en tenant compte de l'action sur la dimension des capsules céphaliques : PIEPHO (1940), le poids BECK (1960), SKOPTSOV (1968), la durée de développement BORCHERT (1934), BALAZS (1958). Les résultats sont souvent contradictoires. SEHNAL (1965) étudiant l'influence de la densité de population sur les poids des larves et les durées de développement conclut que, en se plaçant dans les mêmes conditions, les résultats sont disparates.

Lorsqu'on pratique des élevages individuels soit partiels, soit complets, ils sont assortis, le plus souvent, d'un certain nombre de contrôles (changements de récipients, adjonction de nourriture, pesées...) De plus, les larves isolées se trouvent à une température beaucoup plus faible que celles qui sont élevées en masse. Il convient donc de distinguer, outre le facteur isolement, les facteurs manipulation et température.

I. Les manipulations.

Nous avons déjà attiré l'attention sur le fait qu'il était souvent dangereux d'extirper une très jeune larve de sa cellule pour la peser. Même lorsque la pesée ne s'accompagne d'aucun signe néfaste visible, il n'est pas impossible que cette action entraîne un retard ou une diminution de croissance. Sans pouvoir apporter des chiffres précis concernant l'ensemble du développement, nous avons la certitude que des animaux manipulés de façon répétée croissent moins que ceux qui ne sont pas dérangés : nous l'avons vérifié pour le dernier stade.

TABLEAU 7

Influence des pesées biquotidiennes sur la prise de poids et la durée de la phase de croissance chez des larves de *G. mellonella* isolées lors de la dernière mue

A : série des larves pesées matin et soir dès la mue ;

B : série des larves pesées seulement à partir du 4^e jour après la mue

		<i>n</i>	Largeur capsules céphaliques (mm)	Poids à la mue (mg) P	Poids maximum (mg) PM	$\Delta P = PM$ — P (mg)	Durée de la phase de croissance (h) T	Taux de croissance $\Delta P/T$
♂	A	32	1,928	53,219	160,593	107,375	137,625	0,762
	<i>p</i>		0,50 < <i>p</i> < 0,90	<i>p</i> $\approx$ 0,90	< 0,001	< 0,001	0,02 < <i>p</i> < 0,05	< 0,001
	B	32	1,923	53,000	182,375	129,375	122,250	1,097
♀	A	39	2,038	69,051	241,820	172,769	147,692	1,195
	<i>p</i>		0,30 < <i>p</i> < 0,50		< 0,001	< 0,001	<i>p</i> $\approx$ 0,01	< 0,001
	B	39	2,055	69,051	263,794	194,743	133,846	1,489

Dans ce but, des *G. mellonella* ont été prélevées juste avant la dernière mue larvaire. Moins de 6 heures après la mue ces larves étaient placées individuellement en boîtes de Pétri et réparties en 2 séries A et B de façon telle qu'à chaque chenille

de la série A en correspondance une de la série B, de même âge (à 2 h près) et de même poids (à 1 mg près). Les larves de la série A étaient pesées 2 fois par jour dès le début de l'expérience alors que celles de la série B n'étaient pesées qu'à partir du quatrième jour. Les résultats sont résumés dans le tableau 7. Ils montrent sans ambiguïté que les poids maxima sont supérieurs dans la série B alors que les temps de croissance sont diminués. Il en résulte un taux de croissance ($\Delta P/T$) très significativement abaissé chez les larves ayant été manipulées.

2. La température.

G. mellonella est une espèce bien connue par sa thermogenèse particulièrement intense (ROUBAUD, 1954 ; ROY, 1937 ; SMITH, 1941). Les bocaux de notre élevage de masse, placés à 27,5°C accusent une température de 32°C environ lorsque les larves sont en majorité au quatrième stade, et de près de 38°C au moment où les chenilles atteignent leur taille maximum. En cas de très forte densité il est possible de dépasser 40°C (température considérée comme optimum par SMITH, 1941). Là encore nous n'avons pas testé l'influence de la température sur l'ensemble de la vie larvaire mais seulement sur le dernier stade, en élevant des *G. mellonella* à 35°C à partir de la dernière mue larvaire. Les poids maxima ne sont pas très différents de ceux des témoins maintenus à 27,5°C, mais la durée de la phase de croissance est fortement raccourcie.

E. — Variabilité des caractères observés

Pour terminer, il nous faut souligner le fait que la plupart des caractères observés sont extrêmement variables, en particulier les poids. Il est nécessaire de distinguer :

- la variabilité individuelle au sein de chaque série expérimentale : les coefficients de variation, toujours élevés, dépassent fréquemment 30 ;

- la variabilité entre les diverses séries. La comparaison des tableaux 5 et 7 (lignes A) concernant tous deux des larves isolées juste avant la dernière mue larvaire et pesées 2 fois par jour montre la différence très importante existant entre les poids maxima (les poids moyens à la dernière mue étant très voisins). Il y a 2 explications à ce phénomène :

ces 2 séries ont été triées à plus de 2 ans d'intervalle et, grâce à la technique d'élevage adoptée (décrite au chapitre Matériel et Méthodes) les *G. mellonella* sont actuellement plus grosses, en moyenne, que celles utilisées il y a quelques années. Il est donc impératif de grouper les expériences dans un laps de temps assez court si l'on veut faire des comparaisons entre elles ;

même lorsque les conditions optimales semblent réunies (séries prélevées à des périodes rapprochées, dans des conditions aussi voisines que possible) il existe encore une importante variabilité. Il est absolument indispensable d'accompagner chaque lot expérimental d'un lot témoin prélevé au même moment, dans la même population et suivi jusqu'au terme de son développement. Il est alors possible d'effectuer des observations et comparaisons dans des conditions valables.

On trouve également des variations de poids au niveau des élevages individuels. Les chiffres portés dans le tableau 3 concernent les larves des premières générations. Une nouvelle série d'observations précises a été faite concernant les larves des

dernières générations. Si les résultats restent très proches en ce qui concerne les larves à 8 stades ils semblent un peu différents pour celles qui en ont 7. Nous reprendrons cette question dans un travail ultérieur.

CONCLUSION

L'obtention d'élevages individuels complets nous a permis de montrer qu'il existait, dans les conditions utilisées, des *G. mellonella* effectuant 7 stades larvaires, d'autres 8. L'étude des dimensions des capsules céphaliques, des durées de stade et des poids au moment des mues indique que ces 2 types de larves sont statistiquement différents dès la première mue. Il est malgré cela impossible de les distinguer pratiquement avant l'antépénultième stade pour les cas les plus favorables, en raison de la grande variabilité des caractères. La dimension des capsules céphaliques est le meilleur moyen de discrimination, les coefficients de variation étant compris entre 4 et 7 alors qu'ils atteignent souvent 20 pour les durées de stade et 30 pour les poids. Le déterminisme du nombre des mues ne semble pas être d'origine génétique mais les causes externes responsables n'ont pu être définies.

La croissance pondérale des larves, après une courte latence de 24 à 48 h après l'éclosion, suit une loi exponentielle jusqu'à l'avant-dernier stade où elle devient moins rapide. Les dimensions des capsules céphaliques augmentent selon une progression grossièrement géométrique sauf entre les 2 premiers stades. Plusieurs types de mues supplémentaires (redoublées, régressives, de compensation, surnuméraires) sont décrites.

L'élevage des larves isolées à l'antépénultième et à la dernière mue nous a permis de mettre en évidence que l'isolement entraîne une légère diminution de la largeur des capsules céphaliques, des poids et de la durée des stades. Cette action est d'autant plus importante que l'isolement est précoce. Il est également montré que les manipulations répétées ont une influence importante sur la croissance des larves.

Un arrêt de développement intervient souvent en fin de croissance, sans qu'il soit possible d'en préciser toutes les causes déclenchantes.

Pour terminer, l'accent est mis sur les grandes variations tant au niveau individuel qu'entre les diverses séries. Il est donc légitime de se demander s'il ne conviendrait pas d'abandonner *G. mellonella* comme insecte de laboratoire. En fait il est possible de s'en accommoder moyennant certaines précautions indispensables : regroupement maximum dans le temps des séries expérimentales et réalisation dans tous les cas d'un lot de « témoins vrais » ne subissant aucun traitement.

Reçu pour publication en avril 1975.

SUMMARY

BIOLOGY OF *GALLERIA MELLONELLA* : MOULTS, GROWTH AND DEVELOPMENT

Completely single rearings of *G. mellonella* show us that there are either seven or eight larval stages. Studying head capsules width, length of larval stages and the weight of the larvae, it has been observed that the two types of larvae are statistically different as early as the

first moult. Except between the first two stages, head capsules' sizes follow roughly a geometrical progression with a mean ratio of 1.49 for the seven stages caterpillars, and a mean ratio of 1.41 for the others. After a short latence following the eclosion, larval weight growth agrees with an exponential model, till the last but one stage where the progression becomes slower. Determinism of the moults number does not seem to be of genetic origin ; however the responsible factors have not been determined. Additional types of moults are described.

Change of larvae, during their development, to isolated rearing, induces a slight decrease of the head capsules width, of the weight and of the length of larval stages. Earlier the isolation is, more important this diminution is. Repeated handlings provoke a slowing down and a decrease of larval growth.

Whatever rearing conditions may be, development often stops before pupation ; only some triggering factors involved in this phenomenon are known.

There is a great variability either between larvae inside each experimental batch or between series. The means which can contribute to reducing this variability or/and its influence are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEXANDER N. J., 1970. A regulatory mechanism of ecdysone release in *Galleria mellonella*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 271-276.
- ALLEGRET P., 1951. Retard de la nymphose chez *Galleria mellonella* (L.) après la sécrétion du cocon. Influence de l'alimentation. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **233**, 441-443.
- ALLEGRET P., 1952. Conditionnement précoce de la métamorphose chez *Galleria mellonella* (L.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **234**, 1641-1643.
- ALLEGRET P., 1954. Variations individuelles des facteurs d'excrétion protidique avant la mue nymphale chez *Galleria mellonella* (L.). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **238**, 518-520.
- ALLEGRET P., 1956. *Étude des glandes séricigènes des larves de Lépidoptères. Leur rôle dans la physiologie du développement*. Thèse. Paris. 345 p.
- ALLEGRET P., 1963. Stabilisation prolongée de l'état larvaire chez la fausse teigne des ruches *Galleria mellonella* sous l'action des facteurs alimentaires : établissement expérimental d'un état d'entretien. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **257**, 1873-1876.
- ANDERSON M. A., MIGNOT E. C., 1970. The number of larval instars of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (Lepidoptera : Pyralidae), with characters for the identification of instars. *J. Georgia Entomol. Soc.*, **5**, n° 2, 65-68.
- BALAZS A., 1958. Nutritional and nervous factors in the adaptation of *Galleria mellonella* to artificial diet. *Acta Biol.*, **9**, 47-69.
- BECK S. D., 1950. Nutrition of the European Corn Borer, *Pyrausta nubilalis* (HBN.). II. Some effects of diet on larval growth characteristics. *Physiol. Zool.*, **23**, 353-361.
- BECK S. D., 1960. Growth and development of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.). (Lepidoptera : Galleriidae). *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **49**, 137-148.
- BECK S. D., 1970. Neural and hormonal control of pupation in *Galleria mellonella*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **63**, 144-149.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., HAM R., 1968. Quelques aspects de la spécificité parasitaire : le parasitisme de *Galleria mellonella* L. (Lep. Pyralidae) par *Phanerotoma flavitarsaceae* FI (Hym. Braconidae) et *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. Tachinidae). *XIII^e Congrès Int. Ent. Moscou Proc.*, **2**, 130-131.
- BILIOTTI E., DESMIER de CHENON R., 1971. Le parasitisme de *Pales pavida* MEIG. (Dipt. Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera Galleriidae). Mise au point d'un élevage permanent en laboratoire. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **3**, 361-371.
- BORCHERT A., 1933. Zur Biologie der Grossen Wachsmotte (*Galleria mellonella*). I. Über Morphologie und Entwicklungsdauer der Larvae der grossen Wachsmotte. *Zool. Jahr. Abteil. Anat. Ont.*, **57**, 105-115.
- BORCHERT A., 1933. Zur Biologie der grossen Wachsmotte (*Galleria mellonella*). II. Über den Frassschaden und die Ernährung der Larven der grossen Wachsmotte. *Zool. Jahr. Abteil. System., Ökol. Geogr. Tiere.*, **66**, 380-400.
- BOUCLY-URISON M., 1951. La chenille de *Galleria mellonella* L. et son évolution entre deux mues successives. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **76**, 171-177.
- BOUHNOL J. J., 1938. *Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères*. Thèse. Bordeaux. *Bull. Biol. Fr. Belg. suppl.* **24**, 1-199.
- CHASE R. W., 1921. The length of life of the larva of the wax moth, *Galleria mellonella* L., in its different stadia. *Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, **20**, 263-267.
- DADD R. H., 1966. Beeswax in the nutrition of the wax moth *Galleria mellonella* (L.). *J. Insect. Physiol.*, **12**, 1479-1492.

- DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* ROND. (Larvaevoridae) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. sur un hôte de remplacement *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **268**, 2436-2438.
- DROOZ A. T., 1965. Elm spanworm head capsule widths and instars. *J. Econ. Entom.* **58**, 629-631.
- EDWARDS J. S., 1966. Neural control of metamorphosis in *Galleria mellonella* (Lepidoptera). *J. Insect Physiol.*, **12**, 1423-1433.
- EL-SAWAF S. K., 1950. The life of the greater wax-moth (*Galleria mellonella* L.) in Egypt, with special reference to the morphology of the mature larva. *Bull. Soc. Fouad 1^{er} Entom.*, **34**, 247-297.
- GRENIER S., DELOBEL B., BONNOT G., 1974. Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* ROND. (Diptera, Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). Influence de l'âge de l'hôte. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **6**, 61-79.
- HAYDAK M. H., 1936. Is wax a necessary constituent of the diet of wax moth larvae? *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **29**, 581-588.
- HAYDAK M. H., 1940. The length of development of the greater wax moth. *Science*, **91**, 525.
- HINTON H. E., 1971. Some neglected phases in metamorphosis. *Proc. R. ent. Soc. Lond.*, **35**, 55-64.
- KAMEL A. H., HASSANEIN M. H., 1968. Instars and ecdysis in two larvae associated with stored milled products. (Lepidoptera : Phycitidae and Galleridae). *Bull. Soc. ent. Egypte*, **52**, 1-8.
- KATO M., SUMIMOTO K., 1968. Nutritional studies on excessive larval molting in the silkworm *Bombyx mori*. *Ann. Zool. Jap.*, **41**, 140-147.
- MANSINGH A., 1971. Physiological classifications of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, **103**, 983-1009.
- MARSTON N., CAMPBELL B., 1973. Comparison of nine diets for rearing *Galleria mellonella*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **66**, 132-136.
- MEYNADIER G., VAGO C., PLANTEVIN G., ATGER P., 1964. Virose d'un type inhabituel chez le Lépidoptère *Galleria mellonella* L. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, **63**, 207-208.
- MILUM V. G., GEUTHER H. W., 1935. Observations on the biology of the greater wax moth *Galleria mellonella* L. *J. Econ. Entomol.*, **28**, 576-578.
- MISHRA S. C., 1971. Observations on the biology of wax moth *Galleria mellonella* L. (Pyralidae Lepidoptera). *Indian Forester*, **97**, 573-576.
- MORERE J. L., LE BERRE J. R., 1967. Étude au laboratoire du développement de la Pyrale *Plodia interpunctella* (HÜBNER) (Lep. Phycitidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **72**, 157-165.
- MÜLLER H. J., 1966. Probleme der Insektendiapause. *Zool. Anz. Suppl.*, **29**, 192-222.
- NIEMIERKO W., CEPELEWICZ S., 1950. Studies in the biochemistry of the waxmoth (*Galleria mellonella*). I. Growth of the larva and their chemical composition. *Acta Biol. Exp.*, **15**, 57-68.
- PIEPHO H., 1940. Über die Hemmung der Virpuppung durch corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. *Biol. Zbl.*, **60**, 367-393.
- PIPA R. L., 1963. Studies on the hexapod nervous system. VI. Ventral nerve cord shortening; a metamorphic process in *Galleria mellonella* (L.) (Lepidoptera, Pyralidae). *Biol. Bull.*, **124**, 293-302.
- PIPA R. L., 1971. Neuroendocrine involvement in the delayed pupation of space-deprived *Galleria mellonella* (Lepidoptera). *J. Insect Physiol.*, **17**, 2441-2450.
- PLANTEVIN G., 1975 a. Contribution à l'étude de la biologie de *Galleria mellonella*. Influence de l'hormone juvénile et de certains de ses mimétiques au niveau de l'organisme entier. *Ann. Zool.-Écol. anim.* (sous presse).
- PLANTEVIN G., 1975 b. Influence de l'hormone juvénile et de certains de ses mimétiques au niveau de l'épithélium intestinal. Soumise à *J. Insect Physiol.*
- PLANTEVIN G., NARDON P., 1970. Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de *Pieris brassicae* et *Galleria mellonella*. Évolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez *Galleria mellonella*. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **2**, 25-50.
- ROUBAUD E., 1954. La thermogénèse chez les mites des abeilles. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **238**, 1086-1088.
- ROY D. N., 1937. On the nutrition of the larvae of the bee-wax moth, *Galleria mellonella*. *Z. verg. Physiol.*, **21**, 638-643.
- SEHNAL F., 1966. Kritisches studium der Bionomie und Biometrik der in Verschiedenen Lebensbedingungen gezüchteten Wachsmotte, *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera). *Z. wiss. Zool.*, **174**, 53-82.
- SEHNAL F., EDWARDS J. S., 1969. Body constraint and developmental arrest in *Galleria mellonella* L. Further studies. *Biol. Bull.*, **137**, 352-358.
- SKOPTSOV A. G., 1968. Intraspecific relations of insects living in groups. *Nature*, **218**, 880-882.
- SMITH T. L., 1941. Some notes on the development and regulation of heat among *Galleria mellonella* larvae. *Proc. Ark. Acad. Sci.*, **1**, 29-33.
- STAIRS G. R., 1965. Dosage mortality response of *Galleria mellonella* (Linnaeus) to a nuclear-polyhedrosis virus. *J. Invert. Pathol.*, **7**, 5-9.
- TCHANG Y. T., 1928. Observations sur la biologie des chenilles de *Galleria mellonella* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **53**, 29-35.

- TCHANG Y. T., 1929. L'histogenèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella*). *Bull. Biol.*, 1-144.
- TEISSIER G., 1931. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. *Trav. Station. Roscoff*, 9, 27-238.
- THIELE H. U., 1973. Remarks about Mansingh's and Müller's classifications of dormancies in insects. *Can. Entomol.*, 105, 925-928.
- WOOLEVER P., PIPA R., 1970. Spatial and feeding requirements for pupation of last instar larval *Galleria mellonella* (Lepidoptera). *J. Insect Physiol.*, 16, 251-262.
-

ÉTUDE DE L'ACTIVITÉ DES ADULTES DE DIVERS SCARABEIDES ANTILLAIS AU MOYEN DE PIÉGEAGES LUMINEUX ET CHIMIQUES

L. GRUNER ⁽¹⁾

avec la collaboration technique de D. MARIVAL

*Station de Zoologie et de Lutte biologique,
Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.,
Domaine Duclos,
97170 Petit-Bourg (Guadeloupe)*

RÉSUMÉ

Les captures de Scarabeides en Guadeloupe au cours de 4 années de piégeage lumineux et d'essais de substances chimiques attractives pour certaines espèces sont analysées en relation avec des facteurs du climat afin d'évaluer leur importance sur l'activité et l'abondance des insectes.

Les pluies déclenchent les premières sorties d'adultes après la saison sèche et influent sur le nombre total des captures de l'année ou de l'année suivante. L'activité des espèces étudiées présente une périodicité liée au cycle lunaire comme le démontrent les captures tant au piège lumineux que chimique.

La prise en considération de plusieurs facteurs du milieu donne une meilleure prévision des captures journalières ; leur importance relative en milieu tropical est discutée.

Au cours de nos études sur les Scarabeides antillais, nous avons utilisé diverses méthodes de capture des adultes en particulier les techniques de piégeage lumineux et chimique, afin de récolter le maximum d'espèces dans un but d'inventaire faunistique (GRUNER, 1971 ; CHALUMEAU et GRUNER, 1974), et surtout afin d'avoir des informations sur la présence, l'abondance et le comportement de plusieurs d'entre elles.

La majorité des espèces sont attirées par la lumière, mais l'importance des captures varie en fonction des caractéristiques du piège (source lumineuse, dimensions, situation, hauteur au-dessus du sol), des insectes eux-même (état physiologique,

⁽¹⁾ Adresse actuelle : Station de Recherches de Lutte biologique, La Minière, 78000 Versailles (France).

sexe, aptitude au vol et période d'activité des adultes), et des facteurs climatiques qui interviennent sur la biologie et le comportement de ces derniers. Sans avoir cherché à définir le piège, lumineux le mieux adapté aux *Phyllophaga* sp., espèces principalement étudiées, comme TASHIRO *et al.* (1967) l'ont fait pour le Hanneton européen *Amphimallon majalis* RAZ., nous avons rapidement constaté la plus grande efficacité des sources lumineuses riches en rayon ultra-violet, aussi nous avons utilisé des tubes de lumière noire au cours de quatre années de piégeages journaliers. Nous nous proposons dans ce travail d'étudier l'activité des espèces les plus abondantes au cours de la nuit et surtout au cours de l'année et l'influence des principaux facteurs climatiques tels la pluviométrie et la lune.

Parallèlement, l'augmentation du nombre de substances chimiques reconnues attractives pour des Scarabéides nous a conduit à essayer quelques-unes d'entre elles pour certaines espèces de la faune locale. Les nombreuses observations faites depuis le début du siècle sur *Popillia japonica* NEW. ont permis de mettre en évidence l'attraction de cet insecte vers les plantes alimentaires, et la recherche des composants les plus attractifs a montré l'action prépondérante de composés tels l'anéthol, l'eugénol et surtout le mélange anéthol-eugénol dans la proportion 9-1 (SMITH, 1924 ; RICHMOND, 1927). Ce mélange a servi d'étalon pour évaluer la valeur des autres substances expérimentées (FLEMING, 1969).

Plus récemment, la recherche de composés intervenant dans l'attraction sexuelle de divers Scarabéides a révélé l'action des esters propyliques et isobutyriques de l'acide 1-4 benzodioxane-2-carboxylique vis-à-vis de *Amphimallon majalis* RAZ. (ROELOPS *et al.*, 1967 ; MCGOVERN *et al.*, 1970), ainsi que celle du phénol pur et de résines phénoliques commerciales pour *Costelytra zealandica* WHITE (HENZELL, 1970 ; OSBORNE et HOYT, 1970). L'isoamyle stimule l'activité sexuelle des *Phyllophaga* sp. (JACOBSON, 1965). Nous avons déjà indiqué l'attraction des mâles de *Cyclocephala insulicola* AR. par le phénol et l'influence sur la descendance de leur piégeage pendant 6 mois dans deux prairies (GRUNER et MARIVAL, 1974). Après avoir expérimenté diverses substances nous nous sommes plus spécialement intéressés aux pièges à phénol en évaluant leur attractivité vis-à-vis de *C. insulicola* et en les utilisant pour étudier l'activité de cet insecte.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Piégeage lumineux

Un piège lumineux du type de celui mis au point pour *Amphimallon majalis* RAZ. (FROST, 1957; TASHIRO *et al.*, 1967) à tube de lumière noire de 20 watts au centre de 3 volets verticaux de 80 cm a été utilisé pendant 4 années consécutives, de 1970 à 1973. Afin de récolter le plus d'espèces possibles, il fut installé à Duclos sur une prairie naturelle en pente douce bordée par un jardin créole comportant des cultures légumières variées et par de la forêt. Allumé à 18 heures, le piège fonctionnait toute la nuit. Les relevés étaient journaliers avec dénombrement des individus de chaque espèce de Scarabéide et identification de leur sexe. En outre l'âge était précisé dans le cas des femelles de *P. pleii* (GRUNER, 1973 b).

Piégeage chimique

Les pièges étaient de dimensions plus restreintes que les précédentes, à 3 volets verticaux de 40 cm de hauteur placés au-dessus d'un cône pour recueillir les insectes. La substance expérimentée, placée dans une enceinte aérée au centre du piège était déposée en gouttes sur du papier

filtre pour les essences naturelles (McGOVERN *et al.*, 1970) et en solution aqueuse pour les composés phénoliques. Les produits étaient renouvelés 2 fois par semaine avec permutation des pièges disposés en carré latin lorsqu'ils étaient comparés entre eux (CANTELO *et al.*, 1972). Les insectes capturés étaient récoltés chaque jour ou tous les 3 jours suivant les expériences, dénombrés et les sexes séparés.

Les substances expérimentées ont été l'acétate d'isoamyle, l'anéthol, l'eugénol, le mélange anéthol-eugénol dans la proportion 9-1 à la dose de 20 gouttes, une résine phénolique ⁽¹⁾ et du phénol pur dans de l'eau.

Données climatiques

La pluviométrie est le principal facteur du climat, et la répartition saisonnière des précipitations permet de distinguer une période de carême à faible pluviométrie de décembre à avril, puis une période de transition en mai-juin-juillet avant la saison des pluies de août à novembre (THEVENEAU, 1965 ; PAGNEY, 1966). Le régime général des vents est celui des alizés d'Est à Sud-Est avec une orientation Est à Nord-Est de décembre à février. La Guadeloupe présente une situation particulière en cette période de transition de mai-juin, avec une dispersion plus grande des alizés par rapport au régime d'Est du début de la saison pluvieuse qui est propice aux phénomènes convectifs locaux, ce qui explique en partie la forte pluviométrie de ce mois et le déficit relatif de juin et juillet.

La température varie peu ; les maxima diurnes mensuels vont de 28° en février à 30°7 en août tandis que l'amplitude des minima nocturnes est un peu plus élevée et atteint 4°1. Dans notre précédente étude (GRUNER, 1973 *a* et *b*), nous avons montré la faible influence de ce facteur sur l'activité des adultes de *P. pleei*, aussi l'avons nous négligé dans ce travail. L'humidité relative de l'air présente des maxima de 95 à 100 p. 100 et des minima de 65 à 95 p. 100 au cours de la journée, mais elle est proche de 100 p. 100 à partir de 17 heures et toute la nuit, c'est-à-dire qu'aux heures où nos insectes sont actifs, ce facteur ne varie guère, aussi l'avons nous également négligé.

Données sur la lune et sa lumière

Certains auteurs tel PROVOST (1959) estiment que les captures moins importantes lors des nuits de pleine lune sont liées à la lumière émise par cet astre, aussi avons nous évalué l'éclairement nocturne en nous inspirant des travaux détaillés de BOWDEN (1973 *c*), réalisés en Afrique tropicale. Ils présentent l'avantage d'avoir des données chiffrées qu'il est possible de corréler aux captures journalières, alors que d'autres auteurs (WILLIAMS, 1936) comparent de façon qualitative sur un graphique les captures des 29 nuits du mois lunaire, technique qui a l'inconvénient de laisser de côté quelques valeurs puisque le cycle lunaire ne dure pas un nombre entier de jours (29,53 jours). Le détail des calculs de l'éclairement lunaire étant présenté dans le travail déjà cité, nous ne donnons ici que les éléments nécessaires à la compréhension de la méthode.

L'éclairement nocturne dépend d'une part de la phase lunaire *K* qui est la proportion du disque illuminée par le soleil et visible depuis la terre, d'autre part de la présence ou non de l'astre au cours de la nuit.

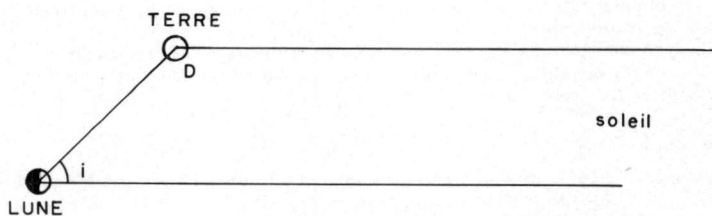


FIG. 1. — Relation entre l'angle de phase *i* et l'élongation *D* : $D = 180 - \hat{i}$
(les valeurs de *D* sont données dans les Éphémérides Nautiques)

La phase *K* est liée à l'angle *i* que font les droites issues du centre de la lune et joignant les centres de la terre et du soleil (fig. 1) par la relation définie par FESSENKOV (1962 dans BOWDEN, 1973 *c*) : $K = \frac{1}{2} (1 + \cos i)$. L'angle *i* étant déduit des valeurs données dans les Éphé-

⁽¹⁾ Il s'agit de l'amberol ST 137 de la firme Rohm et Haas dont un échantillon m'a été gracieusement envoyé par la « Goodyear tire and rubber Company ».

méridés Nautiques du bureau des longitudes, il nous est possible de calculer la phase K de la lune pour chaque jour de piégeage. BOWDEN répartit ensuite K dans 32 groupes de phases afin d'avoir un nombre d'observations équivalent dans chaque groupe, et une certaine symétrie entre les phases antérieures et postérieures à la pleine lune. La tableau 1 présente ces groupes de phases ainsi que le nombre de nuits de piégeage des 4 années d'étude classées dans ces groupes.

TABLEAU 1

Groupes de phase lunaire et distribution de leur fréquence pour les périodes de croissance et de décroissance de la lune

Groupes de phases		Nombre d'observations		Groupe de phases	
phases limites	référence	nouvelle lune à pleine lune	pleine lune à nouvelle lune	phases limites	référence
0	1	40	39	2-1	32
1-2	2	28	32	6-3	31
3-6	3	39	39	11-7	30
7-11	4	33	32	18-12	29
12-18	5	38	39	26-19	28
19-26	6	37	36	35-27	27
27-35	7	38	39	44-36	26
36-44	8	39	36	55-45	25
45-55	9	43	40	64-56	24
56-64	10	40	38	73-65	23
65-73	11	38	37	81-74	22
74-81	12	40	39	88-82	21
82-88	13	39	40	93-89	20
89-93	14	39	33	97-94	19
94-97	15	41	40	99-98	18
98-99	16	49	57	100	17

On estime la valeur de l'éclairement d'une pleine lune au zénith par un ciel clair à 0,2 lux. Les valeurs calculées par BOWDEN étant valables pour des latitudes comprises entre 23°30 Nord et 23°30 Sud, nous les avons utilisées pour la Guadeloupe (latitude 16° Nord). De même nous avons adopté les mêmes corrections qui sont nécessaires lorsque l'astre est proche de l'horizon, son éclairement étant alors diminué.

Nous avons calculé au moyen des Éphémérides Nautiques les heures de lever et coucher de la lune et du soleil, et pouvons constater qu'elles varient peu au cours de l'année pour une même phase (tabl. 2).

TABLEAU 2

Heures moyennes de lever et de coucher des quartiers de la lune en Guadeloupe (heure locale), et amplitude de la variation au cours de l'année

	Lever	Coucher
Demi-lune croissante	7 h 55 ($\pm$ 37 mn)	20 h 19 ($\pm$ 45 mn)
Pleine lune	14 h 04 ($\pm$ 36 mn)	1 h 45 ($\pm$ 49 mn)
Demi-lune décroissante	20 h 16 ($\pm$ 32 mn)	7 h 52 ($\pm$ 35 mn)
Dernier quartier	1 h 40 ($\pm$ 40 mn)	14 h 05 ($\pm$ 35 mn)

La durée de la nuit varie de 9 h 45 à 11 h 30 au cours de l'année, aussi nous l'avons fixée pour faciliter les calculs à 11 heures (11 périodes de une heure depuis la tombée de la nuit). Nous disposons ainsi de la phase lunaire de chaque nuit, des heures de présence de l'astre au cours de la nuit, de la valeur de son éclairement lorsqu'il est haut dans le ciel ou proche de l'horizon, ce qui nous permet d'établir une table des valeurs de l'éclairement nocturne heure par heure et pour un mois lunaire moyen valable pour la Guadeloupe (tabl. 3). Son extension à d'autres régions de latitude équivalente nécessite une correction des heures de lever et de coucher de la lune et de la nuit.

Les courbes de la figure 2 illustrent le tableau 3 et présentent quelques exemples de variation de l'éclairement au cours de la nuit : lorsque la lune croît (phases 45-55 et 82-88), l'astre est présent au cours de la journée et se couche en tout début de nuit. La pleine lune (phase 100) est éclairante les premières heures de la nuit pour se coucher vers la 7^e et 8^e heure (2 h du matin). Les lunes décroissantes (phases 88-82, 18-12) se lèvent de plus en plus tard dans la nuit pour se coucher pendant le jour. Il résulte de ces considérations que les éclairissements maxima se rencontrent plus en début qu'en fin de nuit. Les valeurs de l'éclairement sont évaluées pour des nuits claires, mais bien que la nébulosité soit un facteur important dans les pays à climat tempéré tel la Grande-Bretagne (WILLIAMS, 1936), elle peut être négligée pour la région qui nous intéresse. Les pluies, bien qu'abondantes à certaines saisons, durent peu et laissent un ciel sans brouillard. L'erreur due aux rares nuits où il a plu constamment est faible si l'on tient compte du nombre de nuits de piégeage dont nous disposons.

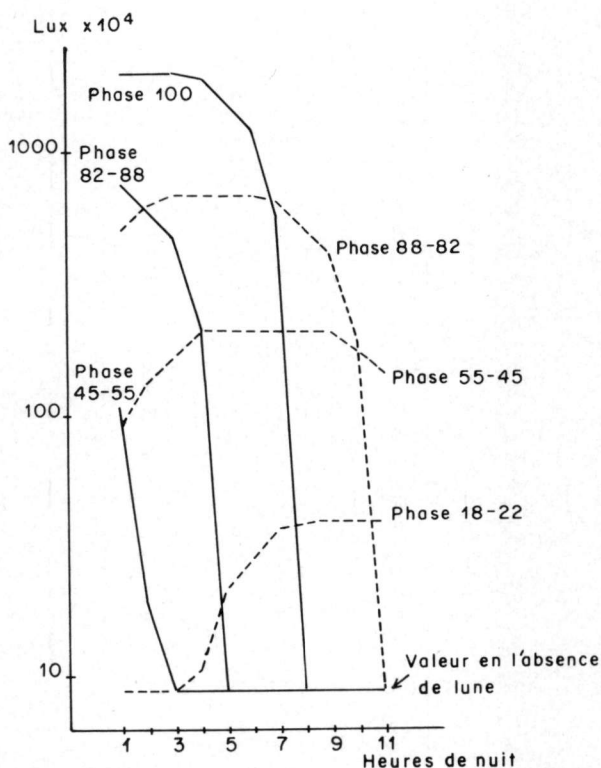


FIG. 2. — Éclairement au cours de la nuit pour diverses phases lunaires

Il est possible de corréler les captures à la phase lunaire en utilisant les valeurs du tableau 1 valables pour toutes les latitudes comprises entre 10° Nord et 10° Sud. Cependant, les auteurs qui désirent calculer l'éclairement lunaire doivent se reporter au travail de BOWDEN (1973 c) dont les tables sont aisément adaptables à toute latitude située en région tropicale. Cet auteur cite les références des travaux à consulter pour établir des tables équivalentes pour des latitudes supérieures mais dans tous les cas subsiste la nécessité d'évaluer le couvert nuageux qui est un phénomène local.

Valeur de l'éclairement lunaire en lux

Les valeurs tiennent compte de la lumière émise par les étoiles
avec les notations : a = absence de lune, d = lumière lunaire diminuée

Groupe de phases		Éclairement		Périodes			
référence	phases	lune	lune et étoiles	1	2	3	4
1	0	0	9	$10^a = 9$	$10^a = 9$	$10^a = 9$	$10^a = 9$
2	1-2	1	10				
3	3-6	3	12				
4	7-11	12	21				
5	12-18	25	34				
6	19-26	54	63				
7	27-35	92	101	$10^a = 9$			
8	36-44	150	159	$8^a 2^d = 16$	$10^a = 9$		
9	45-55	230	239	$10^d = 107$	$8^a 2^d = 20$	$10^a = 9$	
10	56-64	337	346	$10^d = 223$	$10^d = 135$	$10^a = 9$	
11	65-73	465	474	$10^d = 339$	$10^d = 265$	$5^d 5^a = 15$	$10^a = 9$
12	74-81	610	619	$10^d = 466$	$10^d = 396$	$10^d = 238$	$10^a = 9$
13	82-88	780	789	$8^p 2^d = 750$	$10^d = 582$	$10^d = 470$	$8^d 2^a = 223$
14	89-93	980	989	$10^p = 989$	$7^p 3^d = 915$	$10^d = 720$	$10^d = 581$
15	94-97	1 238	1 247	$10^p = 1 247$	$10^p = 1 247$	$4^p 6^d = 1 061$	$10^d = 869$
16	98-99	1 575	1 584	$10^p = 1 584$	$10^p = 1 584$	$10^p = 1 584$	$10^d = 1 190$
17	100	2 000	2 009	$10^p = 2 009$	$10^p = 2 009$	$10^p = 2 009$	$8^p 2^d = 1 909$
18	99-98	1 540	1 549	$10^p = 1 549$	$10^p = 1 549$	$10^p = 1 549$	$10^p = 1 549$
19	97-94	1 180	1 189	$10^p = 1 189$	$10^p = 1 189$	$10^p = 1 189$	$10^p = 1 189$
20	93-89	905	914	$5^d 5^p = 801$	$10^p = 914$	$10^p = 914$	$10^p = 914$
21	88-82	680	689	$10^d = 497$	$4^d 6^p = 621$	$10^p = 689$	$10^p = 689$
22	81-74	510	519	$10^d = 354$	$8^d 2^p = 414$	$10^p = 519$	$10^p = 519$
23	73-65	385	394	$10^d = 234$	$10^d = 289$	$3^d 7^p = 365$	$10^p = 394$
24	64-56	285	294	$2^a 8^d = 116$	$10^d = 180$	$10^d = 218$	$2^d 8^p = 280$
25	55-45	200	209	$10^a = 9$	$10^d = 84$	$10^d = 136$	$10^d = 159$
26	44-36	138	147		$7^a 3^d = 19$	$10^d = 75$	$10^d = 102$
27	35-27	90	99		$10^a = 9$	$3^a 7^d = 29$	$10^d = 62$
28	26-19	56	65			$10^a = 9$	$10^d = 30$
29	18-12	30	39				$7^a 3^d = 11$
30	11-7	13	22				$10^a = 9$
31	6-3	4	13				
32	2-1	2	11		Étoiles seules		
1	0	0	9				

Données sur les insectes

Les espèces prises en considération dans notre étude en dehors d'un Ruteline (*Leucothyreus guadalupensis* BURM.) dont les larves nous restent inconnues, sont essentiellement des Melolonthides et des Dynastides. Parmi les premiers, *Phyllophaga pleei* BL. a fait l'objet d'études déjà publiées (GRUNER, 1969, 1973 *a* et *b*) et *P. patrueloides* P.A. a une écologie équivalente, les larves se nourrissant des racines de canne à sucre. Le cycle est annuel, les jeunes stades se développent au cours de l'été et le 3^e stade de septembre à mars ; le jeune imago subsiste dans le sol 17 à 20 jours pour *P. pleei* avant son premier vol alimentaire. Les adultes des 2 espèces se nourrissent chaque nuit et passent la journée enfouis dans le sol, ceci pendant 2 à 3 semaines avant de s'accoupler et de pondre.

U 3

 10^a au cours de la nuit et par phase

× 10⁻⁴ lux) Les périodes de la nuit sont en dixième d'heure,
 tre proche de l'horizon), *p* = plein éclairement (astre haut sur l'horizon)

la nuit (heures depuis la tombée de la nuit)

5	6	7	8	9	10	11
10 ^a = 9	10 ^a = 9	2 ^a 8 ^d = 9 10 ^a = 9	10 ^d = 9 10 ^d = 9 8 ^a 2 ^d = 9 10 ^a = 9	10 ^d = 9 10 ^d = 9 3 ^a 7 ^d = 10 6 ^a 4 ^d = 10 10 ^a = 9	2 ^d 8 ^p = 9 10 ^d = 10 10 ^d = 11 10 ^d = 15 6 ^a 4 ^d = 11 10 ^a = 9 10 ^a = 9	10 ^p = 9 10 ^p = 10 2 ^d 8 ^p = 12 10 ^d = 18 10 ^d = 23 2 ^a 8 ^d = 19 8 ^a 2 ^d = 11 10 ^a = 9
Étoiles seules						
10 ^a = 9						
7 ^d 3 ^a = 229	10 ^a = 9					
10 ^d = 647	4 ^d 6 ^a = 133	10 ^a = 9				
10 ^d = 1 009	10 ^d = 599	10 ^a = 9				
10 ^d = 1 477	10 ^d = 1 211	2 ^d 8 ^a = 559	10 ^a = 9			
5 ^p 5 ^d = 1 356	10 ^d = 1 110	10 ^d = 856	5 ^d 5 ^a = 201	10 ^a = 9		
10 ^p = 1 189	3 ^p 7 ^d = 982	10 ^d = 811	10 ^d = 575	3 ^d 7 ^a = 97	10 ^a = 9	
10 ^p = 914	10 ^p = 914	10 ^d = 688	10 ^d = 584	10 ^d = 312	10 ^a = 9	
10 ^p = 689	10 ^p = 689	8 ^p 2 ^d = 655	10 ^d = 508	10 ^d = 418	8 ^d 2 ^a = 196	10 ^a = 9
10 ^p = 519	10 ^p = 519	10 ^p = 519	2 ^p 8 ^d = 424	10 ^d = 345	10 ^d = 231	2 ^d 8 ^a = 12
10 ^p = 394	10 ^p = 394	10 ^p = 394	7 ^p 3 ^d = 365	10 ^d = 289	10 ^d = 234	7 ^p 3 ^a = 134
10 ^p = 294	10 ^p = 294	10 ^p = 294	10 ^p = 294	6 ^p 4 ^d = 265	10 ^d = 214	10 ^d = 171
10 ^p = 209	10 ^p = 209	10 ^p = 209	10 ^p = 209	10 ^p = 209	4 ^p 6 ^d = 179	10 ^d = 148
7 ^d 3 ^p = 122	10 ^d = 147	10 ^p = 147	10 ^p = 147	10 ^p = 147	10 ^p = 147	3 ^p 7 ^d = 123
10 ^d = 74	3 ^d 7 ^p = 92	10 ^p = 99	10 ^p = 99	10 ^p = 99	10 ^p = 99	10 ^p = 99
10 ^d = 45	10 ^d = 51	10 ^p = 65	10 ^p = 65	10 ^p = 65	10 ^p = 65	10 ^p = 65
10 ^d = 22	10 ^d = 29	7 ^d 3 ^p = 37	10 ^p = 39	10 ^p = 39	10 ^p = 39	10 ^p = 39
2 ^a 8 ^d = 15	10 ^d = 16	10 ^d = 19	2 ^d 8 ^p = 21	10 ^p = 22	10 ^p = 22	10 ^p = 22
9 ^a 1 ^d = 9	10 ^d = 11	10 ^d = 12	9 ^d 1 ^p = 12	10 ^p = 13	10 ^p = 13	10 ^p = 13
10 ^a = 9	5 ^a 5 ^d = 10	10 ^p = 10	10 ^d = 10	5 ^d 5 ^p = 11	10 ^p = 11	10 ^p = 11
	10 ^a = 9	2 ^a 8 ^d = 9	10 ^d = 9	10 ^d = 9	2 ^d 8 ^p = 9	10 ^p = 9

Cyclocephala insulicola AR., *C. rubiginosa* BURM. et *C. grandis* BOH. sont des Dynastides dont l'écologie est proche de celle des *Phyllophaga*, avec un cycle annuel, *C. grandis* étant une espèce dont les adultes consomment des fleurs d'Aroidées. Les larves de *Ligyris cuniculus* F. et de *L. ebenus* DEG. sont saprophages, le cycle de la première espèce ne durant que 3 mois. Les adultes sont attirés par les boutures de canne à sucre, et pour *L. ebenus* par les tubercules de *Dioscorea* sp. *Dynastes hercules* L. est une espèce forestière, les femelles déposant leurs œufs dans des troncs en décomposition ; le développement de la larve s'effectue en 15 à 30 mois d'après nos élevages au laboratoires. Tous les adultes de ces espèces ont une activité essentiellement nocturne.

RÉSULTATS

A. — Piégeages lumineux

1. Rythme des envols de divers Scarabeides.

Au cours de l'année 1967-1968, nous avons effectué 10 piégeages lumineux (près de 1 par mois) dans un milieu forestier humide riche en Scarabeides de diverses espèces, et nous avons compté les captures demi-heure par demi-heure au cours des premières heures de la nuit. Nous avons ainsi récolté 330 *Cyclocephala grandis*

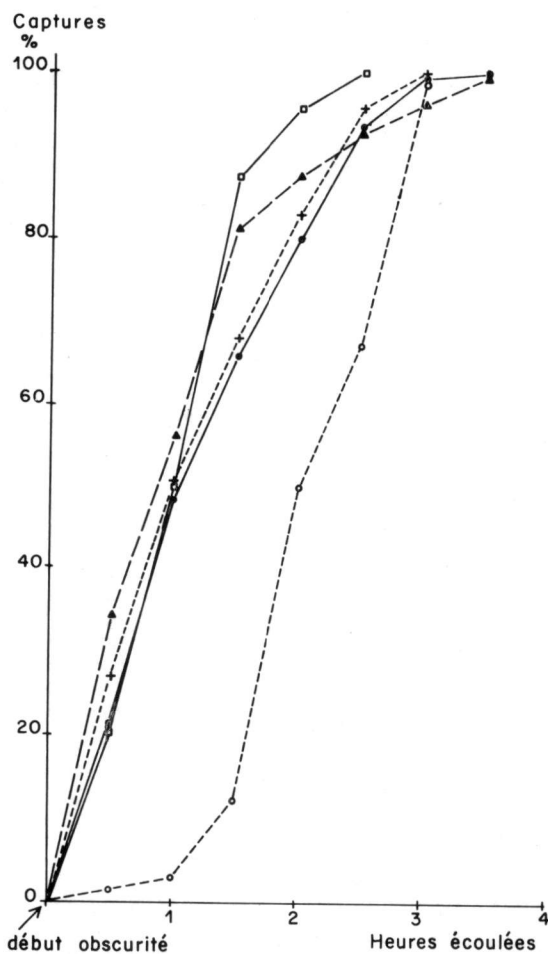


FIG. 3. — Rythme des envols du soir de *Cyclocephala grandis*, *C. insulicola*, *Leucothyreus guadulpiensis*, *Dynastes hercules* et *Ligyrus cuniculus*

- — *C. grandis*
- ▲ — *C. insulicola*
- + — *L. guadulpiensis*
- — *D. hercules*
- — *L. cuniculus*

BOH., 32 *C. insulicola* AR., 206 *Leucothyreus guadulpiensis* BURM., 24 *Dynastes hercules* L. et 64 *Ligyris cuniculus* F.

Le rythme des envols (fig. 3) montre l'importance de l'activité de vol en tout début de nuit pour la plupart de ces espèces, puisque au bout de deux heures, 80 à 95 p. 100 des insectes sont capturés. Seul *L. cuniculus* présente une activité plus tardive puisque au bout de 2 heures nous n'avons récolté que 50 p. 100 du total obtenu au bout de 3 h 30. Le reste de la nuit, les vols deviennent rares et exceptionnels.

2. Profil d'activité au cours de l'année.

Les figures 4 et 5 récapitulent les captures mensuelles des principales espèces au cours des 4 années de piégeage. *Phyllophaga plei* BL., *Ligyris ebenus* DEG. et *Dyscinetus picipes* BURM. ont 2 générations bien distinctes, la première en avril-mai, début de la saison des pluies après une période plus sèche, la deuxième en fin d'année. *P. patrueloides* PA. par contre est une espèce dont la période d'activité des adultes se limite aux mois d'avril et mai, tant à Duclos où elle est peu abondante que dans la zone sèche de l'île, à Gardel, où en 1970 nous avons enregistré par un piège lumineux fonctionnant de février à septembre les captures mensuelles successives suivantes : 0, 2, 6, 13 531, 134, 7, 1 et 0 insectes. Le passage des saisons sèches aux premières pluies est brutal et les adultes ont volé pendant 3 semaines seulement.

Ligyris cuniculus, *Cyclocephala insulicola*, *C. grandis* et *C. rubiginosa* ont des profils similaires avec une plus grande abondance des insectes au cours de l'été, période des pluies.

Nous avons cherché s'il y avait une relation entre les pluies et les captures mensuelles par un calcul de corrélation linéaire, avec ou sans transformation logarithmique des données (tabl. 4). Il s'avère que la transformation améliore les résultats dans la plupart des cas, et que la relation est significative au seuil de 1 p. 100 pour *L. cuniculus*, *C. insulicola* et *C. grandis*. Pour plusieurs espèces, nous n'avons pris en considération que les données des 3 premières années de piégeage, car le prélèvement systématique des insectes entraîne une baisse notable de la population et des captures peu nombreuses en 1973.

TABLEAU 4

Coefficient de corrélation entre captures (C) et pluviométrie (P) mensuelles pour plusieurs espèces de Scarabéides
(** Signification au seuil de 1 p. 100)

Espèce	Années de captures	C et P	log (C + 1) et log P
<i>P. plei</i>	1970-73	0,078	0,080
<i>C. insulicola</i>	1970-72	0,293	0,434**
<i>C. grandis</i>	1970-72	0,309	0,442**
<i>C. rubiginosa</i>	1970-72	0,225	0,212
<i>L. cuniculus</i>	1970-73	0,448**	0,426**
<i>L. ebenus</i>	1970-73	0,044	0,171
<i>D. picipes</i>	1970-73	0,041	0,121

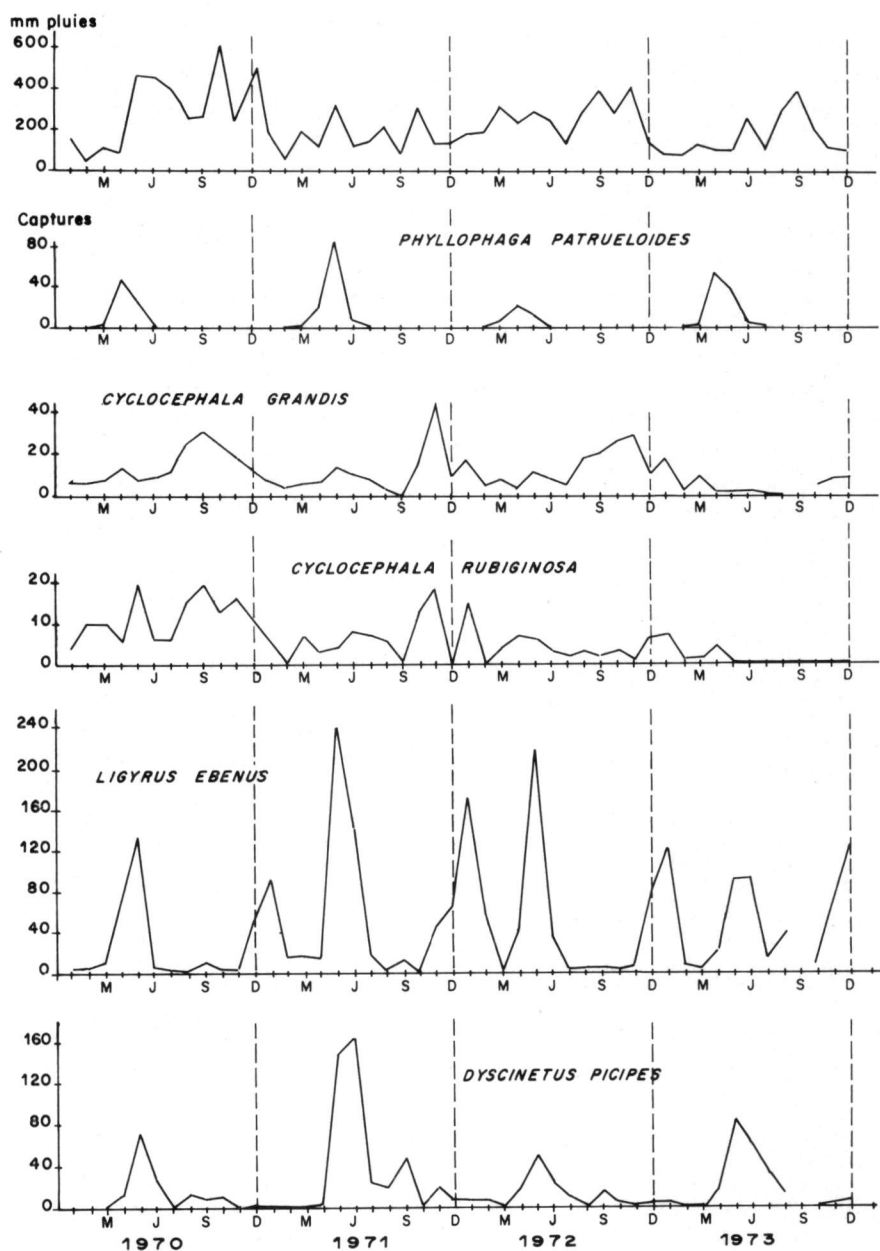


FIG. 4. — Pluies mensuelles à Duclos et profils d'activité de *Phyllophaga patrueloides*, *Cyclocephala grandis*, *C. rubiginosa*, *Ligyrus ebenus* et *Dyscinetus picipes*

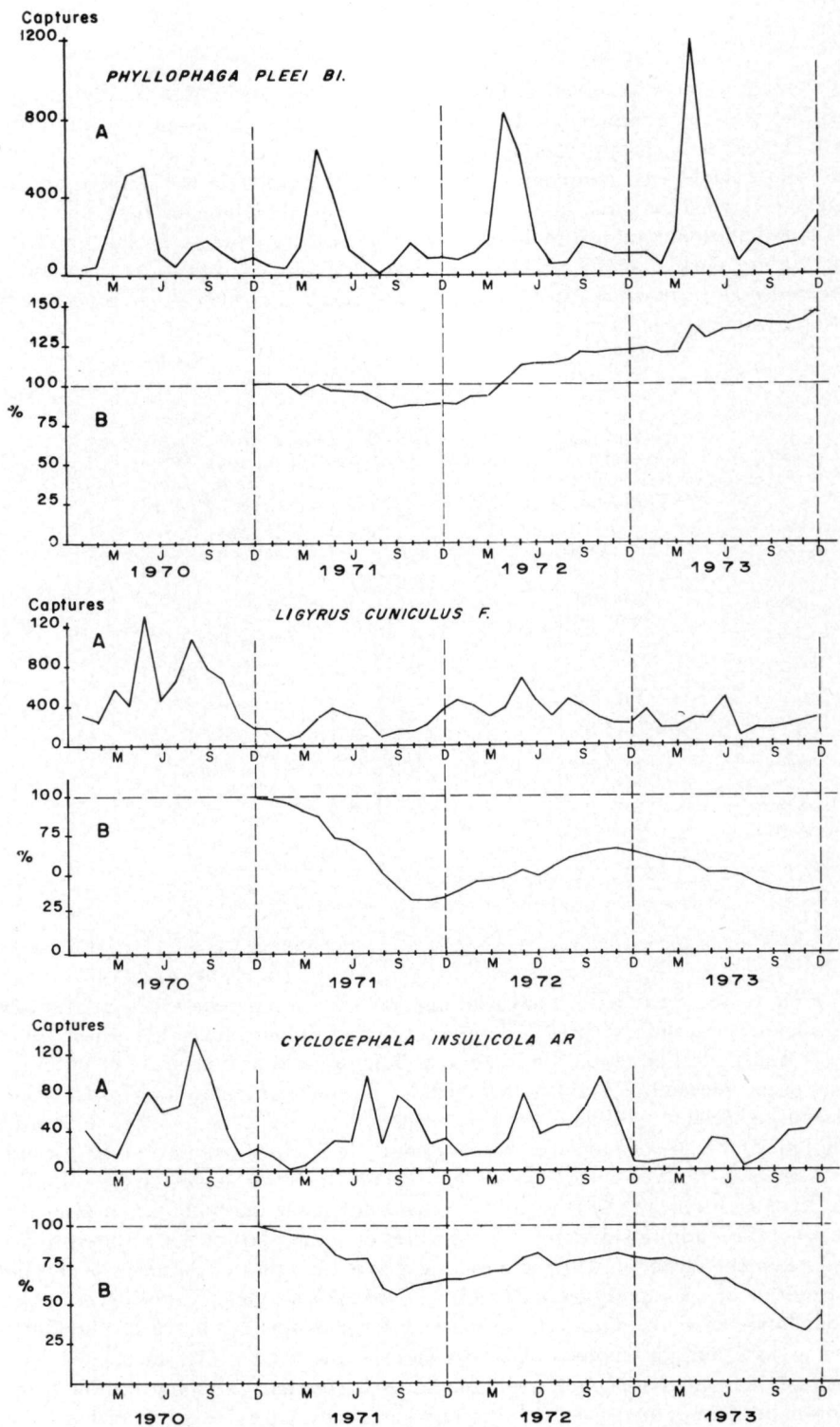


FIG. 5. — Profils d'activité de *Phyllophaga pleei*, *Ligyrus cuniculus* et *Cyclocephala insulicola* par captures mensuelles (A) et moyennes successives des 12 derniers mois en pourcentage des captures de la première année (B)

Les variations d'abondance d'une année à l'autre sont mises en évidence pour 3 espèces sur les graphiques de la figure 5 inspirés du mode de présentation utilisé par CANTELO *et al.* (1973) : les moyennes successives des captures des 12 derniers mois sont calculées en pourcentage du total des captures de la première année de piégeage. Il apparaît ainsi que *P. pleei* était moins abondant en 1971 qu'en 1970, puis la population a augmenté de façon sensible en 1972 et 1973. Le fait que l'année 1971 ait été particulièrement sèche pourrait expliquer la baisse de population de cette année-là. *C. insulicola* et *L. cuniculus* abondent en 1970 et 1972, années de plus forte pluviométrie que 1971 et 1973.

TABLEAU 5

Corrélation linéaire entre les captures annuelles de diverses espèces et la pluviométrie de l'année (P), de l'été (mai à août, Pe), de la saison humide (mai à novembre, Ph), et de la saison sèche (décembre à avril, Ps), et signification au seuil de 5 p. 100 (+) ou de 1 p. 100 (++)

Espèce	Captures des années	Même année				Année précédente			
		P	Pe	Ph	Ps	P	Pe	Ph	Ps
<i>P. pleei</i>	1970-73	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. patrueloides</i>	1970-73	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>C. insulicola</i>	1970-72	+	+	++	—	—	—	—	—
<i>C. grandis</i>	1970-72	++	—	+	—	—	—	—	—
<i>L. cuniculus</i>	1970-73	++	+	++	—	—	—	—	—
<i>L. ebenus</i> ⁽¹⁾	1970-73	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>D. picipes</i>	1970-73	—	—	—	—	—	+	—	—

(1) Captures de la première génération seulement (de mars à juillet).

Pour tenter d'expliquer ces variations, nous avons cherché si une relation existait entre le total des captures de l'année et la somme des pluies de l'année, de l'été (mai à août), de l'ensemble de la période humide (mai à novembre) et enfin de la saison sèche (décembre à avril). En effet les adultes commencent à sortir à la fin de la saison sèche et, si celle-ci est trop accusée ou trop longue, nombre de nymphes et de jeunes imagos peuvent dépérir. Au cours de l'été, la population de la plupart de ces espèces, dont le cycle est annuel, est constituée de jeunes larves sensibles à la sécheresse, aussi un été très pluvieux peut entraîner une population plus élevée à la génération adulte suivante, la proportion de jeunes larves pouvant assurer leur développement étant plus importante. Ne disposant que de 4 années de piégeage, les résultats de ces analyses statistiques n'ont qu'une valeur indicative (tabl. 5). L'abondance de *C. insulicola*, *C. grandis* et *L. cuniculus* est liée à la pluviométrie de la période humide ; nous avons déjà montré que les captures mensuelles de ces espèces étaient liées à la pluie mensuelle, aussi ce facteur du climat semble agir sur la survie des jeunes imagos et conditionner leur sortie. Le cycle est annuel, sauf pour *L. cuniculus* dont le cycle serait de 3 mois d'après FENNAH (1947). *P. patrueloides*,

L. ebenus et *D. picipes* semblent plus nombreux lorsque la pluie de l'été précédent a été abondante, limitant ainsi la mortalité des jeunes larves chez ces espèces à cycle annuel.

3. Captures journalières et pluviométrie.

Nous avons tenté d'expliquer les variations journalières des captures en cherchant si une relation existait avec la pluviométrie du jour ou des jours précédents. Dans une précédente étude (GRUNER, 1973 *b*), nous avons montré l'effet, de la pluie sur les jeunes adultes de *P. pleei* à leur naissance dans le sol et mis en évidence certaines conditions significatives. Les captures étaient prises sous la forme du nombre d'insectes venus au piège une nuit donnée, ou sous la forme « amortie » tenant compte des captures de la veille et du lendemain, les trois données consécutives *a*, *b* et *c* étant utilisées sous la forme $\frac{a + 2b + c}{4}$ pour corriger le terme *b* (KING, 1963).

La relation était importante avec la pluie tombée 5 jours auparavant, et surtout avec la somme des chutes d'eau des 5 et 7 jours précédents. Nous avons repris ce type de calcul afin de préciser la forme de la liaison et l'importance de ce facteur tant pour *P. pleei* que pour d'autres espèces, et le tableau 6 résume les principaux résultats.

TABLEAU 6

Corrélation linéaire entre les captures journalières de *P. pleei* et *L. cuniculus* et la pluviométrie, et signification au seuil de 5 p. 100 (+) ou de 1 p. 100 (++)

Les chiffres entre parenthèses sont les valeurs correspondantes de *r*

Captures	Dates	Nbre jours	Pluie du jour	Somme des pluies des jours précédents				
				5 jours	7 jours	10 jours	15 jours	30 jours
<i>P. pleei</i> (1972)								
Log (C + 1)	1 janv.-19 avr.	110	—	—	—	—	—	++ (0,333 6)
C	id.	110	—	++ (0,296 6)	++ (0,263 4)	—	—	++ (0,312 3)
C	4 févr.-19 avr.	76	—	++ (0,307 0)	+	—	—	++ (0,249 4)
C	1 avr.-19 avr.	19	—	++ (0,821 8)				
<i>L. cuniculus</i> (1972)								
Log (C + 1)	1 avr.-24 juin	85	—		++ (0,290 6)			
C	id.	85	—	++ (0,239 8)	++ (0,285 5)	+	—	—

Nous n'avons pu établir des corrélations significatives qu'avec les 2 espèces les plus nombreuses, les captures journalières des autres étant trop souvent nulles. Le coefficient est maximum avec la pluviométrie prise sous la forme du total des

pluies des 5 et 7 jours précédents et lorsque nous limitons les jours de capture à la période de sortie des adultes, ceux-ci devenant de plus en plus nombreux. Passé le jour de capture maximale (le 19 avril 1972 pour *P. pleei*), le coefficient diminue ; cela confirme que la pluviométrie a une influence sur l'abondance des insectes et l'émergence des jeunes imagos plus que sur leur activité.

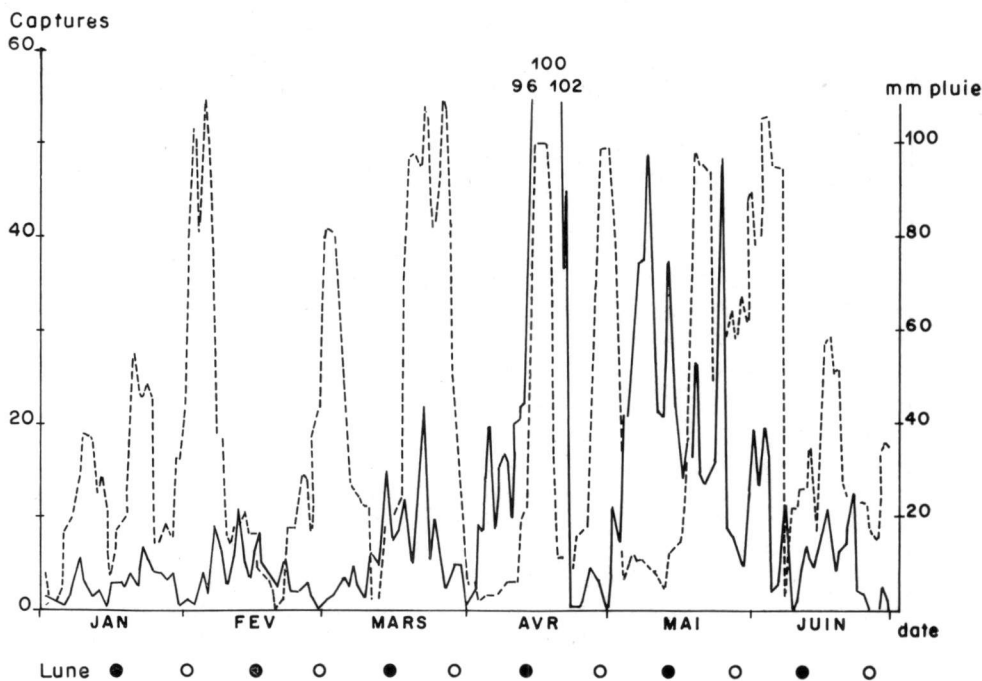


FIG. 6. — Captures journalières de *P. pleei* (trait plein) et somme des pluies des 5 jours précédents (traits tiretés), au cours de la génération printanière en 1972, et dates de nouvelle et pleine lune

La figure 6 présente un exemple de captures journalières, celles de *P. pleei* au cours du premier semestre de 1972, en même temps que les pluies et un autre facteur du milieu, la lune. Nous pouvons constater que les sorties se font par vagues successives liées à la pluviométrie mais aussi que les minima des captures correspondent aux périodes de pleine lune, ce qui explique la difficulté de trouver des relations hautement significatives en ne considérant que le facteur pluviométrie.

4. Influence de la lune sur les captures.

Si nous comparons les captures obtenues les jours sans lune avec celles des jours de pleine lune (tabl. 7), nous constatons qu'elles sont supérieures dans le premier cas pour les espèces considérées, et que le rapport du nombre d'individus venus au piège lumineux les nuits sans lune et avec lune varie de 1,7 à 4,8 selon les espèces. Toutes semblent réagir dans le même sens à la présence de la lune.

Afin de rechercher des corrélations comme nous l'avons fait avec la pluviométrie, nous avons évalué l'éclairement nocturne en lux au cours de la nuit et pour

les différentes phases lunaires (tabl. 3) et classé les nuits de piégeage en fonction de la phase lunaire correspondante dans les groupes définis au tableau 1. Nous disposons ainsi de 30 à 56 observations suivant les groupes, dont les moyennes peuvent être comparées aux valeurs correspondantes de l'éclairement nocturne : soit valeur moyenne pour la nuit entière, soit valeur de chaque heure ou groupe d'heures.

TABLEAU 7

Nombre moyen d'individus capturés les nuits sans lune ou avec pleine lune au cours des 4 années de piégeage

Espèce	Pas de lune	Pleine lune	Rapport pas de lune pleine lune
<i>P. pleei</i>	10,05	3,83	2,62
<i>L. cuniculus</i>	19,83	9,33	2,13
<i>C. insulicola</i>	2,17	0,57	3,81
<i>C. grandis</i>	0,67	0,14	4,79
<i>L. ebenus</i>	2,64	0,59	4,48
<i>D. picipes</i>	1,03	0,62	1,67

Pour toutes les espèces considérées, les coefficients de corrélation obtenus ont été supérieurs en prenant l'éclairement sous la forme de sa valeur en 10^{-4} lux plutôt que la valeur de son logarithme, ce qui signifie que l'équation correspondante sera sous la forme :

$$\log y = a \times bE$$

avec $y = \text{Captures} + 1$ et $E = \text{éclairement en lux} \times 10^4$.

La figure 7 présente 2 exemples de corrélation hautement significative (à 1 p. 100) entre les captures de *P. pleei* et de *L. cuniculus* et l'éclairement respectivement de la 1^{re} et 2^e heure de la nuit pour les différents groupes de phase. En effet (tabl. 8), les relations sont plus étroites avec l'éclairement des premières heures de la nuit qu'avec la valeur moyenne pour la nuit entière, et cela s'explique par les valeurs plus élevées de l'éclairement en début de nuit lors des dates de pleine lune et par la plus grande activité des insectes à ces heures-là.

Le carré du coefficient de corrélation correspond à la proportion de la variance expliquée par la régression, c'est-à-dire par exemple pour *P. pleei*, la régression entre les captures et l'éclairement de la 1^{re} heure de la nuit explique 71 p. 100 de la variance entre les captures, ce qui montre à quel point ce facteur a une influence sur l'activité des adultes de la plupart des espèces étudiées.

5. Action simultanée de plusieurs facteurs.

Par des analyses de corrélation linéaire multiples (tabl. 9), il nous est possible d'améliorer la relation établie par des corrélations simples, d'une part en prenant les captures sous la forme logarithmique et d'autre part en prenant en considération

la température moyenne du jour en plus des facteurs lumière nocturne et somme des pluies des 5 jours précédents, 57 p. 100 de la variance ($R = 0,7521$) est alors expliquée par cette corrélation triple alors que les analyses doubles n'intervenaient respectivement que pour 20 et 34 p. 100. Ce pourcentage devrait pouvoir être amélioré en utilisant l'éclairement de la première heure de la nuit au lieu de la moyenne pour la nuit entière, les captures sous leur forme amortie, et surtout en prenant en considération d'autres facteurs du milieu tels les maxima de température du jour, la répartition des pluies par exemple, dont nous n'avons pas évalué l'importance.

TABLEAU 9

Analyse de corrélation linéaire multiple entre les captures journalières de P. pleei du 4 février au 19 avril 1972 (76 données), l'éclairement nocturne, la somme des pluies des 5 jours précédents et la température moyenne du jour (signification à 5 p. 100 et 1 p. 100**)*

Facteur	Coefficient de régression	Écart-type des coeff. de régres.	Valeur du t de Student	Constante	R
Captures de <i>P. pleei</i>					
Éclairement nocturne.....	— 0,022 9	0,007 475	3,063 5**		
Somme pluies 5 j	0,186 0	0,063 532	2,927 6**	10,573 7	0,442 0
log (C + 1)					
Éclairement nocturne.....	— 0,000 8	0,000 144	5,69**		
Somme pluies 5 j	— 0,002 5	0,001 222	2,25*	0,932 5	0,580 9
Éclairement nocturne.....	— 0,000 498	0,000 128	3,878 9**		
Somme pluies 5 j	0,005 462	0,001 090	5,011 0**		
t° moyenne du jour	— 0,285 521	0,046 816	6,098 8**	7,324 0	0,752 1

Comme pour les corrélations simples entre captures et pluviométrie, les calculs de corrélation multiples ont été effectués pour la partie croissante de la génération de printemps, car une fois passé le maximum de captures, les valeurs réelles s'écartent des valeurs que l'équation nous permet de calculer à cause de la diminution du nombre d'insectes restant vivants dans la nature (HOLMAN, 1968). Ce type d'équation nous permet néanmoins de dresser la courbe du nombre d'insectes, même si nous ne disposons pas des données d'un piège lumineux.

B. — Piégeage chimique

1. Essai de diverses substances chimiques.

Les tableaux 10 et 11 présentent les captures aux pièges chimiques installés en 2 sites distants de 5 km en région humide, à Vernou (altitude 200 m) et Duclos (150 m) ainsi qu'en région plus sèche à Gardel (altitude 40 m). En plus d'un certain nombre de Scarabéides, nous avons rencontré dans les pièges des Batraciens du genre *Eleutherodactylus*, ainsi que la Scolie *Campsomeris dorsata* F., parasite des vers

TABLEAU 10

Captures aux pièges chimiques installés à Duclos et à Vernon (région humide) entre le 12 avril et le 27 juin 1972

	Nbre journées piégeage	<i>P. pleei</i>		<i>C. insulicola</i>			<i>P. patrueloides</i>		<i>L. cuniculus</i>		<i>C. rubi- ginosa</i>	<i>C. dorsata</i>	<i>Eleuthe- rodactylus</i>
		Nbre	♂ (%)	Nbre	moy./ jour	♂ (%)	♂	♀	♂	♀			
Acétate d'isoamyle ...	36	4	50	23	0,6	39		1	1			28	1
Anéthol	54	1	0	163	3,0	75				2		47	5
Eugénol	48	5	20	42	0,9	55					1	38	7
Anéthol-eugénol 9-1 ..	60	6	67	121	2,0	67	1	1				61	8
Résine phénolique	24	0		62	2,6	97						0	
Phénol 5 p.p.m.	30	4	75	154	5,1	86		1				10	3
Phénol 10 p.p.m.	24	5	20	275	11,4	95				1		13	8
Phénol 20 p.p.m.	36	1	100	694	19,3	98		1				6	2
Phénol 40 p.p.m.	30	2	100	499	19,6	94		1		2		5	2
Phénol 100 p.p.m.	18	0		771	42,8	99						1	0
Phénol 500 p.p.m.	12	0		558	46,5	98						4	0

blancs. *Phyllophaga pleei* s'est avéré peu sensible à toutes ces substances, alors que *P. patrueloides* l'était un peu plus et que *Cyclocephala insulicola* venait en très grand nombre dans les pièges à phénol. La présence de *Ligyris cuniculus* et *C. rubiginosa* est restée exceptionnelle.

TABLEAU II

Captures aux pièges chimiques installés en zone sèche à Gardel entre le 23 mai et le 27 juin 1972

	Nbre journ. piégeage	<i>P. patrueloides</i>		<i>C. insulicola</i>		<i>C. dorsata</i>	<i>Eleuthero- dactylus</i>
		Nbre	♂ (%)	Nbre	♂ (%)		
Acétate d'isoamyle	17	4	25	1	0	—	1
Anéthol	17	8	75	1	0	4	0
Eugénol	17	4	75	0		3	1
Anéthol-eugénol 9/1	17	6	83	1	0	6	—
Phénol 2,5 p.p.m.	14	9	100	5	60	—	—
Phénol 5 p.p.m.	17	11	73	8	100	—	
Phénol 10 p.p.m.	17	10	70	6	100	—	
Phénol 20 p.p.m.	17	13	85	17	94	—	
Phénol 40 p.p.m.	3	0		4	75	—	
Phénol 100 p.p.m.	3	0		2	0	—	

2. Attraction de *C. insulicola* au piège à phénol.

L'action de la dose de phénol et de l'âge de la solution a été évaluée en disposant les pièges en carré latin, 4 doses $\times$ 4 répétitions, avec relevé des insectes après 1, 2, 3 et 4 jours. L'expérience est renouvelée en permutant la place des diverses doses.

L'analyse bloc fait d'autant plus ressortir l'effet des doses que celles-ci sont choisies plus différentes. Cette espèce est attirée en nombre d'autant plus important que la concentration en phénol pur est grande. Il ne semble pas qu'un optimum existe. L'analyse statistique ne fait par contre apparaître que rarement une diminution de l'attraction entre le 1^{er} jour et les suivants ; les variations dues à la situation du piège et surtout à l'activité des insectes d'un jour à l'autre sont trop importantes.

Le tableau 12 met nettement en évidence que l'âge de la solution a un effet d'autant plus important sur les captures que la concentration est faible.

TABLEAU 12

Effet de la concentration du phénol et de l'âge de la solution sur les captures de *C. insulicola*
(moyenne de 48 à 96 résultats)

Concentration en p.p.m.	10	40	100	500
Insecte/piège/jour	3,36	4,76	10,06	11,52
Captures (%) { 1 ^{er} jour	100	100	100	100
2 ^e jour	43	66	93	86
3 ^e jour	31	29	50	96

Nous avons tenté d'estimer la distance à partir de laquelle les insectes sont attirés par un piège à phénol, en effectuant des lâchers d'adultes marqués à des distances variées du piège, en tenant compte de la direction du vent. La dose de 200 ml de solution à 200 p.p.m. de phénol a été utilisée ; les insectes capturés au cours d'une nuit dans des pièges disposés à cet effet sont marqués au moyen d'un thermocautère et disposés en fin de journée autour du piège expérimenté. Direction et vitesse du vent sont notées et les insectes restés au point de libération sont comptés le matin suivant afin d'en déduire le nombre de ceux qui ont effectivement pris leur envol. Sur les 3 000 *C. insulicola* utilisés dans ces expériences, 1 000 n'ont pas pris leur envol.

TABLEAU 13
C. insulicola recapturés à un piège à phénol après avoir été marqués
et libérés à diverses distances du piège

Point de libération	au vent			sous le vent		
	30 m	20 m	10 m	10 m	20 m	30 m
Insectes marqués envolés	153	379	370	477	349	265
Recapturés (%)	0	1,3	0,8	14,0	3,4	0,4

La proportion d'insectes recapturés est supérieure lorsque les libérations sont effectuées sous le vent du piège (tabl. 13). La vitesse de celui-ci variait de 0,4 à 2,5 m/s au cours des expériences, mais il ne nous a pas été possible de mettre en évidence son importance. De 14 p. 100 d'insectes recapturés à 10 m, la proportion diminue rapidement avec la distance. Ces chiffres sont en accord avec ceux obtenus dans les expériences de piégeage systématique des mâles de *C. insulicola* dans deux prairies (GRUNER et MARIVAL, 1974) : les effets sur la population larvaire sont très nettement supérieurs dans les parcelles contenant les pièges que dans celles qui en étaient à 10 et 30 mètres.

3. *Activité de C. insulicola et cycle lunaire.*

Dans deux biotypes à Capesterre et à Sainte-Marie, nous avons suivi l'activité de *C. insulicola* au moyen de séries de pièges à phénol, du 12 avril 1973 au 24 octobre

TABLEAU 14
Corrélation entre les captures de *C. insulicola* à des pièges à phénol
et l'éclairement lunaire moyen en lux $\times 10^4$ au cours d'expériences à Capesterre et à Sainte-Marie

	Captures C			Log (C + 1)		
	r	signif.	seuil	r	signif.	seuil
Expérience à Capesterre	- 0,347 7	+	5 %	- 0,477 6	+	1 %
Expérience à Ste-Marie	- 0,301 9	+	5 %	- 0,351 4	+	2 %

de la même année, en renouvelant la solution 2 fois par semaine. Nous disposons ainsi de données de captures aux pièges chimiques que nous avons comparées à l'éclairement lunaire moyen des jours correspondants (tabl. 14).

La corrélation est significative dans tous les cas, avec un coefficient négatif, c'est-à-dire que les captures sont moins importantes lorsque la lune est pleine. Le fait que ce résultat déjà constaté par piégeage lumineux subsiste par piégeage chimique montre que la lumière de la lune n'agit pas uniquement en compétition avec celle du piège, mais réduit effectivement l'activité des insectes.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les données de 4 années de piégeage lumineux nous permettent de tirer des enseignements sur l'activité des insectes au cours des saisons, en relation avec les facteurs du milieu. Les profils d'activité traduisent l'abondance relative des insectes au cours de l'année et WILLIAMS (1939) a largement utilisé ce mode de présentation par captures mensuelles. *Phyllophaga pleei* présente deux maxima, l'un en avril-mai, l'autre en septembre-octobre ; dans les deux cas, les deux sexes sont présents et la détermination de l'âge des femelles montre que les insectes capturés au piège sont d'abord jeunes, puis la proportion de celles qui se sont accouplées ou qui ont déjà pondu augmente pour atteindre 100 p. 100 à la fin de ces « pullulations » (GRUNER, 1973 b). Ces deux maxima apparaissent ainsi comme deux vagues successives de sorties.

Nous n'avons pas vérifié l'âge chez les autres espèces, et nous ne pouvons confirmer que les deux périodes d'activité que présente *Ligyrrus ebenus* correspondent aux deux migrations définies chez une espèce voisine en Afrique tropicale, *Heteroligus meles* BILL. (TAYLOR, 1964 ; REMILLET, 1973) : la première correspond à des vols d'alimentation d'insectes jeunes tandis qu'à la seconde, les femelles chargées d'ovocytes mûrs, qu'accompagnent quelques mâles, retournent vers les sites de ponte. Les nombreuses analogies d'ordre écologique entre ces espèces nous incitent à vérifier l'existence de ces migrations.

Alors qu'en pays à climat tempéré la température est le facteur prépondérant dans le déterminisme du début de la période d'activité des adultes (SWEETMAN, 1931, pour divers *Phyllophaga* aux États-Unis, HURPIN, 1956, pour *M. melolontha* en Europe), les premières fortes pluies après la saison sèche déclenchent la sortie de groupes d'insectes aussi variés que divers Homoptères et Lépidoptères (BOWDEN, 1973), des *Sphingidae* (OWEN, 1969), des Scarabeides (RAO, 1966 ; TAYLOR 1966 ; GRUNER, 1973). Cependant il est difficile de mettre en évidence les relations existant entre les captures journalières et la pluviométrie tant l'influence d'autres facteurs tels éclairement lunaire et évolution de la population d'insectes interviennent. Nous avons trouvé des corrélations linéaires simples significatives entre les captures de *P. pleei* et de *L. cuniculus* et la somme des chutes d'eau des 5 et 7 jours précédents, ce qui donne un ordre de grandeur du délai de réponse de ces espèces à de fortes pluies. L'utilisation de données mensuelles intègre en grande partie les variations dues à la lune dont le cycle est voisin du mois, et nous constatons que la pluviométrie influe sur l'abondance des insectes de façon différente suivant les espèces. Les *Cyclo-*

cephala ainsi que *Ligyrys cuniculus* sont d'autant plus nombreux que la saison humide est pluvieuse. CANTELO *et al.* (1973) avaient constaté cela dans une île voisine et HAWLEY (1949) avait montré l'importance de l'abondance et d'une répartition assez uniforme des précipitations sur la survie des larves de *Popillia japonica*. Pour cette espèce HAWLEY et DOBBINS (1945) estimaient que la pluviométrie estivale était un facteur prépondérant sur l'abondance de la génération adulte suivante et cela semble se vérifier pour les *Phyllophaga* ainsi que *Ligyrys ebenus* et *Dyscinetus picipes*, mais nous disposons de trop peu d'années de piégeage pour le confirmer de façon certaine. De même 4 années sont insuffisantes pour arriver à déterminer la quantité d'eau nécessaire pour déclencher la génération printanière, comme KING (1963 et 1969) a pu le faire pour *Ligyrys gibbosus* DE GEER.

En ce qui concerne l'influence de la lune, WILLIAMS (1936) avait comparé les captures de 29 jours lunaires dans son étude détaillée des piégeages lumineux ; le mois lunaire durant 29, 53 jours, certaines valeurs n'entraient dans aucun de ces 29 jours. De plus, classer les données en fonction de la valeur de la phase de la lune comme BOWDEN (1973 c) l'a fait, nous a semblé plus précis, et une fois la table calculée, nous disposons de données chiffrées de l'éclairement nocturne, ce qui permet des études statistiques identiques à celles des autres facteurs du milieu. Les coefficients de corrélation étaient dans tous les cas meilleurs si nous prenions la valeur de l'éclairement en lux $\times 10^4$ plutôt que son logarithme, alors que BOWDEN et CHURCH (1973) avaient plus souvent des corrélations linéaires significatives en prenant le logarithme de l'éclairement. La quasi totalité des espèces que nous avons étudiées réagissent dans le même sens à la lune, c'est-à-dire que les captures sont plus faibles après la pleine lune et maximales après la nouvelle lune. La majorité des insectes font de même, alors que certaines espèces de moustiques (NELSON et BELLAMY, 1971) ainsi que les *Belostomatidae* (ROBERTSON, 1972 ; DUVIARD, 1973) volent de préférence les soirs de pleine lune, la réflexion de la lumière sur l'eau étant un stimulus attractif probable. L'étude détaillée de l'influence des différentes heures de la nuit montre que l'effet de l'éclairement lunaire est maximal la 1^{re} ou la 2^e heure, ce qui se conçoit aisément si l'on sait qu'à la latitude du biotope étudié la lumière émise par la lune est importante surtout en début de nuit et que les insectes volent principalement à ces heures-là.

Les calculs de corrélation multiple confirment les résultats trouvés par des corrélations simples, et montrent l'intérêt d'ajouter d'autres facteurs comme la température pour améliorer la régression. Celle-ci explique dans notre exemple sur *P. pleei* 57 p. 100 de la variance des captures, ce qui est inférieur aux calculs de HOLMAN (1963) sur *Euethola rugiceps* LEC. et HINDS et RICKARD (1973) sur le Tenebrionide *Philolithus densicollis* HORN., mais nous l'estimons suffisante pour seulement 3 facteurs pris en considération. CHRISTENSEN *et al.* (1974) font passer le pourcentage de la variance entre les captures de *Hypera brunneipennis* (Curculionidae) expliqué par la régression de 51 à 78 p. 100 en prenant en considération 13 facteurs du climat. La température maximale en cours de journée aurait pu être prise en considération ; HURPIN (1956) avait montré son importance dans le déclenchement des vols du soir de *M. melolontha*, mais ceci sous un climat tempéré où l'ordre d'importance des facteurs n'est plus le même.

Parmi les substances chimiques expérimentées, seul le phénol pur en solution dans l'eau s'est avéré attractif pour *Phyllophaga patrueloides* et *Cyclocephala insu-*

licola, et doit être proche pour cette seconde espèce des composants des phéromones femelles, puisque 95 à 98 p. 100 des insectes attirés sont des mâles. Plus la solution est concentrée, plus le nombre d'insectes attirés est grand et plus son attraction est durable, et pour avoir une idée sur la distance d'attraction, une solution à 200 p.p.m. attire 14 p. 100 des insectes lâchés à 10 mètres sous le vent. Nous avons utilisé ce pouvoir attractif du phénol pour étudier les déplacements des populations adultes des deux espèces concernées en milieu canne à sucre, étude qui sera présentée par ailleurs. Les piégeages systématiques de *C. insulicola* dans deux prairies (GRUNER et MARIVAL, 1974) nous ont permis d'établir des corrélations significatives entre les captures et l'éclairement lunaire, ce qui démontre que la lune agit sur l'activité des insectes et non pas comme simple phénomène physique intervenant au niveau du piège lumineux comme PROVOST (1959) le préconisait lorsque ses captures de moustiques par prélèvement d'air ne reflétaient plus les variations cycliques des captures au piège lumineux. *Heliothis zea* (NEMEC, 1971 et 1972) et *Diatraea saccharalis* (ALAM et HUDSON, 1969) ont une activité liée à celle du cycle lunaire et nous pensons comme BOWDEN (1973 b) que l'éclairement lunaire est un facteur particulièrement important en milieu tropical, le ciel étant rarement couvert de nuages pendant longtemps, et que la périodicité de l'activité des insectes est intimement liée à celle de la lune.

Reçu pour publication en janvier 1975.

SUMMARY

ACTIVITY OF THE ADULTS OF WEST INDIAN SCARAB BEETLES STUDIED BY LIGHT AND CHEMICAL TRAPPING

The catches of west indian scarab beetles during 4 years of light trapping and by chemical traps are correlated with climatic factors to determine to what extent weather influences their activity and abundance.

The rainfall after the dry season initiates the emergence of the adults and there are simple linear correlations between nightly numbers of *Phyllophaga pleei* and *Ligyris cuniculus* and the total rain of the 5 to 7 previous days. However, this relation exists for the period of increasing catch and the coefficient highly varies with additional nightly catch because of the action of others factors as moonlight and the evolution of population size. The annual number of insects depends on the summer rainfall of the year for the *Cyclocephala* species and *L. cuniculus* and on the preceding year for the other species.

The illumination of the moon is calculated with the tables of BOWDEN (1973) established for tropical regions, and correlated with the catch values. All the studied species are depending on lunar cycle in the same way, the catches are less important by full moon, and highly correlated with the illumination of the first hours of the night. Multivariable regressions accurate the correlations.

From all the tested compounds, phenolic solutions are highly attractive for *Cyclocephala insulicola* and more concentrated the solution is more important are the catches and the duration of attractivity. The catches of this species are significantly correlated with moonlight, this indicates that moonlight is not only a physical factor in competition with the light of light traps, but the periodic activity of the insects depends on lunar cycle.

The relative importance of the weather conditions in tropical regions are discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALAM M. M., HUDSON S. C., 1969. Fluctuations in the population of *Diatraea saccharalis* F. in Barbados. Results of light trapping. *Proc. West Indian Sugar Technol. Conf.*, 193-198.
- BOWDEN J., 1973 a. Migration of pests in the tropics. *Meded. Fak. Landbouww. Gent*, **38**, 785-796.
- BOWDEN J., 1973 b. The significance of moonlight in photoperiodic responses of insects. *Bull. Ent. Res.*, **62** (4), 605-612.
- BOWDEN J., 1973 c. The influence of moonlight on catches of insects in light traps in Afrika. I. The moon and moonlight. *Bull. Ent. Res.*, **63** (1), 113-128.
- BOWDEN J., CHURCH B. M., 1973. The influence of moonlight on catches of insects in light traps in Afrika. II. The effect of moon phase on light trap catches. *Bull. Ent. Res.*, **63** (1), 129-142.
- CANTELO W. W., SMITH JR J. S., BAUMHOVER A. M., STANLEY J. M., HENNEBERRY T. J., 1972. Suppression of an isolated population of the tobacco hornworm with blacklight traps unbaited or baited with virgin female moths. *Environ. Entom.*, **1** (2), 253-258.
- CANTELO W. W., SMITH JR J. S., BAUMHOVER A. M., STANLEY J. M., HENNEBERRY T. J., PEACE M. B., 1973. Changes in the population levels of 17 insect species during a 3 1/2 year blacklight trapping program. *Environ. Entom.*, **2** (6), 1033-1038.
- CHALUMEAU F., GRUNER L., 1974. Les Scarabaeidea des Antilles françaises : *Passalidae*, *Acanthoceridae*, *Trogidae*, *Scarabaeidae* : *Scarabaeinae*, *Aphodiinae* et *Orphinae*. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **10** (4) (781-819).
- CHRISTENSEN J. B., COTHMAN W. R., FRANTI C. E., SUMMERS C. G., 1974. Physical factors affecting the fall migrations of the egyptian alfalfa weevil *Hypera brunneipennis* (Coleop. Curculionidae) by a regression analysis. *Environ. Entom.*, **3**(3), 373-376.
- DUVIARD D., 1973. L'activité de vol des *Belostomatidae* en Côte d'Ivoire Centrale (Foro-Foro). ORSTOM, Adiopodoumé (sous presse en anglais dans *Oekologia*, Berlin, 1974).
- FENNAH R. G., 1947. The insect pests of food crops in the Lesser Antilles. *Dept. Agric. Windward Islands and Dept. Agr. Leeward Islands*, 207 p.
- FLEMING W. E., 1969. Attractants for the Japanese beetle. *Agric. Res. Service U. S. D. A. Techn. Bull.* n° 1399, 87 p.
- FROST S. W., 1957. The Pennsylvania Insect light trap. *J. Ec. Ent.*, **50** (3), 287-292.
- GRUNER L., 1969. Le Hanneton antillais *Phyllophaga pleei* BL. et ses dégâts en zone bananière de la Guadeloupe. *C. R. 7^e Cong. Ass. Inter. Car. Pl. Alim. (C. F. C. S.)*, 148-155.
- GRUNER L., 1971. *Scarabaeidae* : *Melolonthinae*, *Dynastinae*, *Rutelinae*, *Cetoniinae*, (Coleoptera) récoltés en Guyane française par la mission du Museum d'Histoire naturelle. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **7** (4), 843-848.
- GRUNER L., 1973 a. Primeros observaciones sobre las movimientos del adulto de *Phyllophaga pleei* BL. (Coleoptera : *Scarabaeidae*). *VIII^e Cong. nac. de Entom.*, *Folia Ent. Mexicana*, **25-26**, 46-47.
- GRUNER L., 1973 b. Recherches sur le comportement au cours de sa vie imaginaire de *Phyllophaga pleei* BL. (Coleoptera : *Scarabaeidae*). *Ann. Zool. Écol. anim.*, **5** (3), 385-424.
- GRUNER L., MARIVAL D., 1974. Attraction des mâles du Scarabeide antillais *Cyclocephala insulicola* ARROW par le phérol (*Dynastinae*). *C. R. Acad. Agric. Paris* (3), 203-208.
- HAWLEY I. M., 1949. The effect of summer rainfall on Japanese beetle populations. *N. Y. Ent. Soc.*, **47**, 167-175.
- HAWLEY I. M., DOBBINS T. N., 1945. The distribution and abundance of the Japanese beetle from 1935 through 1943 with a discussion of some of the known factors that influence its behavior. *J. NY. Ent. soc.*, **53** (1), 1-20.
- HENZELL R. F., 1970. Phenol, an attractant for the male grass grub beetle *Costelytra zealandica* (WHITE) (*Scarabaeidae* : *Coleoptera*). *N. Z. Journ. Agric. Res.*, **13**, 294-296.
- HINDS W. T., RICKARD W. H., 1973. Correlations between climatological fluctuations and a population of *Philolithus densicollis* (HORN) (Coleoptera : *Tenebrionidae*). *J. anim. Ecol.*, **42** (2), 341-351.
- HOLMAN J. R., 1968. The effect of weather upon activity and population size in the sugarcane beetle. *Eutheola rugiceps* (LECONTE). *Diss. Ph. D. Fac. Clemson Univ.*, 62 p.
- HURPIN B., 1956. Influence des conditions atmosphériques sur les sorties préalimentaires du Hanneton commun (*M. melolontha* L.). *Ann. Epiph.*, **2**, 333-361.
- JACOBSON M., 1965. Insect sex attractant. *Inter Science Publishers. A Division of John Wiley and Sons, Inc. New York, London*, 154 p.
- KING E. W., 1963. The effect of temperature and rainfall on the spring emergence pattern of the carrot beetle *Lygirus gibbosus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **56**, 826-829.
- KING E. W., 1969. Determination of the optimum rainfall conditions for spring emergence of the Carrot beetle, *Bothynus gibbosus* (Col. *Scarab.*). *Ann. Ent. Soc. America*, **62** (6), 1336-1339.
- MCGOVERN T. P., FIORI B., BEROZA M., WANGI J. C., 1970. Propyl-1,4-benzodioxan-2-carboxylate, a new attractant for the European chafer (*Amphimallon majalis*). *J. econ. Entomol.*, **63**, (1), 168-171.

- NELSON R. L., BELLAMY R. E., 1971. Patterns of flights activity of *Culicoides variipennis* (LoG.) (Diptera : Ceratopogonidae). *J. Med. Entom.*, **8** (3), 283-291.
- NEMEC S. J., 1971. Effects of lunar phases on light trap collections and populations of bollworm moths (*Heliothis zea*). *J. Ec. Ent.*, **64** (4), 860-864.
- NEMEC S. J., 1972. Influence of lunar phases on generation and population cycles of the bollworm, *Heliothis zea* (BODDIE). *Diss. Abstr.*, ser. B, p. 33, n° 11.
- OSBORNE G. O., HOYT C. P., 1970. Phenolic resins as chemical attractants for males of the grass grub beetle *Costelytra zealandica* (Col. : Scarabaeidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **63** (4), 1145-1147.
- OWEN D. F., 1969. Species diversity and seasonal abundance in tropical *Sphingidae* (Lepidoptera). *Proc. R. Entom. Soc. Lond (A)*, **44**, 162-168.
- PAGNEY P., 1966. Climat des Antilles. *Trav. Mem. Inst.- Hautes Études Amér. latine*, n° 15, Paris, 377 p.
- PROVOST M. W., 1959. The influence of moonlight on light trap catches of mosquitoes. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **52**, 261-271.
- RAO S. B., 1966. Cockchafer attacks in Malayan rubber plantations and integrated control. *Plant Protection 11th Pacific Science Congress Tokyo*, 1966, 318 p. (Tokyo, Japan Pl. Prot. Ass. 1966).
- REMILLET M., 1973. Bionomie et écologie de *Heteroligus meles* BILLBERG (Coleop. Dynastinae), un ravageur des *Dioscoreaceae* en Côte d'Ivoire. *Cah. ORSTOM sér. biol.*, **18**, 45-56.
- RICHMOND E. A., 1927. The olfactory response of the Japanese beetle. *Wash. Ent. Soc. Proc.*, **29**, 36-44.
- ROBERTSON J. A. D., 1972. Records of insects taken at light trap in Tanzania. I. The effect of moonlight on catches of *Belostomatidae* (Hemiptera : Heteroptera). *Center for Overseas Pest Res. Miscellaneous rep.* n° 5, 8 p.
- ROELOPS W. L., PULVER D. W., FENG K. C., GAMBELL F. L., 1967. Attractancy tests with chromatographed European chafer extracts. *J. Econ. Entom.*, **60** (3), 869-870.
- SMITH L. B., 1924. Japanese Beetle. *N. Jersey Dept. Agric. Bull.*, **41**, 55-63.
- SWEETMAN H. L., 1931. Preliminary report on the physical ecology of certain *Phyllophaga* (Scarab. Coleoptera). *Ecology*, **12** (4), 401-422.
- TASHIRO H., HARTSOCK J. G., ROHWER G. G., 1967. Development of blacklight traps for European chafer surveys. *Agric. Res. Services USDA, Techn. Bull.*, **1366**, 52 p.
- TAYLOR T. R., 1964. Studies on the Nigerian Yam beetles : II Bionomics and Control. *J. West Afric. Sc. Assoc.*, **9** (1), 13-31.
- TAYLOR T. A., 1966. On the bionomics and ecology of *Heteronychus lica* (KLUG) (Coleoptera-Dynastinae), a new pest of sugar-cane in Nigeria. *Bull. Ent. Res.*, **57** (1), 148-158.
- THEVENEAU A., 1965. Le climat de la Guadeloupe. *Monographie n° 50 de la Météo Nat. Paris*, 105 p.
- WILLIAMS C. B., 1936. The influence of moonlight on the activity of certain nocturnal insects, particularly of the family *Noctuidae*, as indicated by a light trap. *Philosophical Trans. Roy. Soc. London, Serie B (Biol. Sc.)*, **226** (537), 357-389.
- WILLIAMS C. B., 1939. An analysis of 4 years captures of insects in a light trap. Part I. General Survey ; sex proportion, phenology, and time of flight. *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, **89** (6), 79-132.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

RÉSISTANCE DU MAÏS A LA PYRALE,
OSTRINIA NUBILALIS HBN.
(LEPIDOPTERA : PYRAUSTIDAE)

R. T. GAHUKAR

Station centrale de Zoologie,
Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

La résistance du maïs (*Zea mays* L.) vis-à-vis de la pyrale (*Ostrinia nubilalis* HBN.), diffère selon le stade phénologique, la variété et selon la région géographique. Le stade de croissance, la souche, la génération de l'insecte jouent également un rôle dans ce phénomène. Des travaux approfondis ont mis en évidence que la résistance est due à la présence de substances toxiques (facteurs de résistance) dans les tissus de la plante ; leurs effets sont observés au niveau de l'alimentation, de la survie, du développement et la reproduction de la pyrale. Les études génétiques ont permis d'améliorer cette résistance de même que la valeur agronomique de ces variétés. Dans ce domaine, les efforts poursuivis par une commission internationale donnent des résultats satisfaisants. Les variétés résistantes ont donc une grande importance dans la lutte ; elles peuvent être utilisées en combinaison avec d'autres méthodes dans le cadre d'une « lutte intégrée » afin de limiter la baisse de rendement causée par ce ravageur dont l'importance économique est bien connue.

I. — INTRODUCTION

La pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis* (HÜBNER), en raison de sa large distribution géographique et de son importance économique, a fait l'objet de nombreuses études dont beaucoup concernent ses relations avec sa plante-hôte principale, *Zea mays* L. : comportement de l'insecte vis-à-vis de la plante, résistance du maïs à l'insecte, adaptation aux conditions culturales dans différents pays, etc. Le travail approfondi fait à ce sujet nous a incité à établir cette note bibliographique.

Les attaques de pyrale sur maïs dépendent de deux facteurs : le comportement d'oviposition des femelles dont l'orientation initiale serait due à des facteurs chimiques libérés par le feuillage

du maïs (MOORE, 1928) et le comportement d'installation des jeunes chenilles, résultant en premier lieu de réponses thigmotactiques et phototactiques (BECK, 1956 *a*). Des phénomènes de résistance peuvent se manifester à ces deux niveaux.

Les définitions des différents aspects de la résistance et les rôles de différents facteurs dans la détermination de la sensibilité ou de la résistance des plantes aux insectes ont été précisés dans les publications de PAINTER (1951), THORSTEINSON (1960), BECK (1965).

La « résistance » est un ensemble héréditaire de mécanismes par lequel la plante-hôte en tant qu'espèce, race, ou individu, peut réduire la probabilité d'un bon développement pour une espèce, race, biotype ou individu d'insecte phytophage. La résistance est caractérisée par 3 aspects (PAINTER, 1951) : (1) préférence ou non-préférence, (2) « antibiosis », (3) tolérance. Les plantes peuvent être premièrement « non-préférées » pour la ponte, l'abri ou la nourriture, à cause de l'absence de certaines qualités qui, par exemple, peuvent être d'ordre chimique. Deuxièmement, les plantes résistantes peuvent affecter défavorablement la biologie de l'insecte ; ce type de résistance est défini comme « antibiosis ». Troisièmement, les plantes peuvent être tolérantes, c'est-à-dire qu'elles se développent malgré un niveau d'infestation qui pourrait tuer ou endommager sévèrement d'autres plantes.

La résistance la plus manifeste du maïs à la pyrale est un type d'antibiosis qui concerne des possibilités d'installation et de développement des jeunes stades larvaires (PAINTER, 1958 ; BURDIT et HOLDAWAY, 1959). Selon PAINTER (1958) les effets d'antibiosis peuvent se traduire par une mortalité larvaire importante aux jeunes stades, une croissance retardée, une réduction des réserves métaboliques, une diapause, une diminution de taille, un taux de ponte plus faible et souvent des déplacements correspondant à des essais successifs d'implantation. L'antibiosis peut être dû aux facteurs suivants :

- 1) présence de substances toxiques dans la plante,
- 2) déficience de facteurs nutritionnels dans les différentes parties de la plante,
- 3) variation quantitative des éléments nutritionnels,
- 4) indisponibilité des aliments pour l'insecte,
- 5) présence de dissuadants alimentaires provoquant la mort par inanition.

La résistance variétale du maïs paraît due principalement à la présence de substances toxiques dans les tissus de la plante (BECK, 1951, 1957 ; BECK et STAUFFER, 1957). Les expériences de laboratoire de BECK (1956 *a*) montrent que cet antibiosis peut être lié à des dissuadants alimentaires. Il est difficile de séparer expérimentalement ces deux types d'antibiosis surtout dans les cas où une des substances est à la fois toxique et dissuadante de la prise de nourriture (PAINTER, 1958).

La plupart des travaux à propos de la résistance du maïs ont débuté depuis longtemps aux États-Unis et ont suivi dans les pays européens depuis une douzaine d'années.

II. — EFFETS DE LA RÉSISTANCE SUR L'ALIMENTATION LARVAIRE

Les étapes du comportement alimentaire d'un insecte consistent selon les caractères physiologiques de l'insecte en une réponse à des caractères de la plante (anatomiques, physiques, physiologiques, biochimiques) (THORSTEINSON, 1960). Le comportement de la pyrale sur la plante de maïs est complexe et dépend de facteurs stimulants (physiques et chimiques) des différentes parties de la plante.

La résistance du maïs est partiellement due au comportement alimentaire de la pyrale (HUBER, 1937 ; BELL, 1955 ; DICKE et PENNY, 1956 ; PEREVERZEV, 1973). Dans les conditions expérimentales de laboratoire, les chenilles de pyrale ne distinguent pas les différentes parties

de la plante-hôte et sont attirées de la même façon par les extraits de tiges, feuilles, gaines ou panicules (BECK, 1956 *b*). Des travaux ultérieurs ont montré que les larves néonates sont plus attirées, à faible distance, par les milieux artificiels qui contiennent les extraits de feuilles de maïs que par ceux où les extraits sont remplacés par du glucose + RFA (facteur de résistance A). L'extrait de feuilles contient probablement un stimulant olfactif et d'autres substances attractives. Dans ce cas, le choix de leur nourriture est simplement dû au hasard en l'absence de facteurs chimiques. De même, elles commencent à manger dès qu'elles sont en contact avec une surface humide (BECK, 1963). Lorsque la morsure est faite, la continuation de la prise de nourriture dépend de substances stimulantes au niveau des tissus qui jouent un rôle très important dans la sélection de l'hôte. Dans le cas du maïs, ces substances sont également nutritives, par exemple, les sucres (glucose, fructose, sucrose), si bien que les chenilles s'alimentent plus intensivement sur les parties du végétal qui contiennent des taux élevés de sucres (BECK, 1956 *b*). Les acides aminés, α -alanine, α -théonine, D α -acide α -amino-*n* butyrique, α -méthionine, α -sérine sont des stimulants trophiques plus importants que les β -alanine, α -tryptophane, α -phényl alanine, α -arginine, qui exercent un effet répulsif et par conséquent diminuent la durée moyenne de l'alimentation (BECK et HANEC, 1958). L'acide ascorbique a une action stimulante (CHIPPENDALE et BECK, 1964). Les substances stimulantes et répulsives de l'alimentation qui affectent la biologie de la pyrale sur le maïs interviennent dans la résistance elle-même (BECK, 1957 *a*, *b*, 1960).

III. — EFFETS DE LA RÉSISTANCE SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA SURVIE LARVAIRES

La survie des larves dépend de l'organe attaqué pendant les stades phénologiques de la plante au début ou au cours du développement des larves (PATCH et DEAY, 1948 ; EVERELY, 1959 ; BURDIT et HOLDAWAY, 1959 ; ZAMFIROV, 1970) et également des caractères physiques : pubescence abondante, épiderme épais, faisceaux libéroligneux nombreux à la périphérie des tiges, etc. (NEISWANDER et HERR, 1930 ; BOTTGGER, 1940 ; BRUNSON, 1948). Certes, les conditions climatiques (précipitations, température) et culturales (irrigation, type de sol, date de semis, etc.) ont un effet sur la mortalité (BURDIT et HOLDAWAY, 1959, PESHO, DICKE et RUSSEL, 1965 ; FOMIN, 1967 ; MUSTEA et CLIORLAUS, 1967 ; MUSTEA et SUBA, 1969).

Le développement larvaire sur les différentes parties de la plante a été tout d'abord étudié par BOTTGGER (1940). Les feuilles de la variété sensible (A $\times$ Tr) sont plus favorables pour la croissance que celles de la variété résistante (R 4 $\times$ Hy). On a noté sur les feuilles de R 4 $\times$ Hy (résistante) une plus forte mortalité des chenilles et un développement plus lent que sur les feuilles de WF 9 $\times$ 187 (sensible) (BECK et LILLY, 1949).

Au laboratoire, le taux de mortalité est plus important sur les tissus de maïs au stade cornet d'âge moyen (« Mid whorl stage ») qu'à la fin du stade cornet (« Late whorl stage »). Également, la pyrale élevée sur les tissus de lignées pures résistantes (Oh 43, CI 31 A) a une croissance lente, un poids inférieur, s'accouple avec moins de succès et a une fécondité plus faible que celle élevée sur les tissus de la plante sensible (WF 9). Cependant la taille et la viabilité des œufs ne sont pas affectées (REED, BRINDLEY et SHOWERS, 1972).

SHURA-BURA (1966) étudie au laboratoire et en serre l'effet des variétés résistantes sur la biologie de la pyrale. Une forte mortalité des chenilles, un poids réduit des larves et chrysalides, une diminution de la largeur de la capsule céphalique, une teneur réduite en matières grasses ont été remarquées dans le cas d'une alimentation sur les plantes résistantes.

Un supplément de glucose sur les jeunes plantes a amélioré la survie et le développement des jeunes chenilles (BECK et LILLY, 1949). Une augmentation du taux de survie a été observée également lorsqu'aux plantes résistantes ont été ajoutés la plupart des ingrédients du milieu artificiel d'élevage. L'acide ascorbique additionné à un ou plusieurs composants du milieu entraîne

une longue survie (SCOTT et GUTHRIE, 1966). Une diminution de la mortalité des larves de première et deuxième générations sur les hybrides WF 9 $\times$ M 14 (sensible) et Oh 43 $\times$ Oh 51 (résistante) a été obtenue au champ en ajoutant, 200 p.p.m. d'azote dans le sol. Mais en serre, l'apport d'azote n'augmente pas la survie sur les plantes résistantes (CANNON et ORTEGA, 1960).

La survie dépend encore de la souche de pyrale (HUGGANS et GUTHRIE, 1970 ; RATHORE et GUTHRIE, 1973). Une souche de laboratoire, élevée pendant 46, 59, 76 ou 87 générations sur un milieu artificiel a une forte mortalité, même sur la variété susceptible WF 9. Cependant une souche entretenue pendant 14 générations sur le même milieu peut être utilisée pour l'infestation artificielle en vue de l'étude de la résistance (RATHORE, 1973). Par contre, les souches de différentes régions géographiques paraissent réagir de la même façon sur des lignées vraiment sensibles ou résistantes. Ces études ont été faites par infestation artificielle au champ (Hung. Acad. Sci. 1973).

IV. — ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DU MAÏS AU CHAMP

La sélection a tout d'abord eu pour but d'obtenir des variétés adaptées aux conditions culturales et climatiques de la région. Ensuite on a essayé de trouver dans le matériel sélectionné des variétés résistantes à la pyrale ; ce qui a nécessité de mettre en évidence les caractères de résistance. L'antibiosis est évaluée par le pourcentage de survie larvaire quelques jours après l'infestation. La tolérance est estimée par la perte de récolte et le pourcentage de tiges cassées. Les efforts accomplis dans ce domaine ont permis d'entreprendre des travaux intéressants associant la sélection à la lutte contre le ravageur.

1. — *Les techniques d'infestation naturelle*

Dans les conditions naturelles, les attaques de la pyrale peuvent intervenir à tous les stades de croissance de maïs. Le stade phénologique de la plante, les conditions climatiques ont une grande influence sur le niveau d'infestation dans la nature. Les critères adoptés pour l'évaluation des attaques sont liés à l'importance économique dans une région particulière, et basés soit sur les dégâts occasionnés aux gaines, tiges et pédoncules et sur l'examen des déjections de l'insecte (PATCH, 1943, NEISWANDER *et al.*, 1949) soit sur l'observation des perforations des feuilles du cornet (HUBER et STRINGFIELD, 1942). Le degré de résistance du maïs peut être déterminé par le pourcentage de pieds attaqués ou le nombre de larves âgées trouvées à partir d'un nombre moyen d'œufs comptés sur 100 plantes (FICHT, 1936). Il y a une corrélation entre l'importance de la population de la pyrale et l'intensité des dégâts (NEISWANDER et HERR, 1930) ; le taux de survie et la localisation des chenilles sur les organes de la plante (PATCH, 1943) donnent une idée de la résistance des diverses variétés.

Dans les études de la Commission internationale, les critères de résistance sont les mêmes, qu'il s'agisse d'une infestation naturelle ou artificielle.

2. — *La technique de l'infestation artificielle et son intérêt*

Cette technique consiste à déposer une ou plusieurs pontes de pyrales (provenant d'un élevage au laboratoire ou récoltées dans les champs) sur des plantes à un stade donné ; elle permet d'évaluer la résistance des variétés. Cette méthode a l'avantage d'homogénéiser l'infestation et donne des résultats plus précis que l'infestation naturelle dont l'importance varie selon les régions et les conditions climatiques et nécessite des critères d'appréciation différents. De plus, cette technique peut être utilisée à un stade précis de croissance du maïs et par conséquent on peut étudier la résistance de la plante à chaque stade phénologique. Elle permet en outre, de faire varier les niveaux d'infestation. Cette technique mise au point depuis longtemps (PATCH et PEIRCE, 1933 ; PATCH, 1947) est adoptée dans différentes zones géographiques.

3. — *Les différents critères de jugement et leur importance*

Les critères adoptés permettent de tester la résistance du maïs et par conséquent aident à l'amélioration des variétés. La méthode de notations chiffrées précisée par le « Corn Borer Investigations Laboratory » Ankeny, Iowa (États-Unis) est également adoptée dans d'autres pays depuis une douzaine d'années, en France (ANGLADE, 1961), en Yougoslavie (LAZAREVIC, 1961, 1962), en Suisse (HORBER, 1961), et en Roumanie (BOBIRNAC, 1961). Dans le projet international, les observations sont basées sur :

- 1° les dégâts mécaniques sur les plantes,
- 2° la modification de la croissance de la plante,
- 3° le taux de survie larvaire,
- 4° la récolte et l'infestation par *Gibberella zeae* (Hung. Acad. Sci. 1973).

L'étude de ces critères donne une idée de la résistance du maïs à la pyrale et permet de savoir quel stade de croissance, quel organe de la plante montrent une résistance pour un stade donné de l'insecte, et quelles sont les modifications physiologiques subies par la plante et leur répercussion sur le rendement, l'attaque des champignons ou celle d'autres insectes, et enfin quels sont les effets sur la biologie de la pyrale.

a) *En fonction de la génération ou des stades phénologiques au moment de l'infestation.*

Si la résistance du maïs à la 1^{re} génération de la pyrale est définie (GUTHRIE et STRINGFIELD, 1961 b), celle envers la 2^e génération n'est pas bien connue (GUTHRIE, 1969). Dans le projet international, les notations des dégâts diffèrent selon le nombre de générations existant dans une région géographique. Par exemple, afin d'évaluer la survie larvaire, les plantes sont disséquées au moment de la récolte pour les régions à une génération, et 30 jours après l'infestation artificielle pour les régions à 2 générations (Hung. Acad. Sci., 1973).

Le comportement trophique des larves montre que la résistance du feuillage en première génération n'est pas en corrélation significative avec celle observée en deuxième génération. De même, une variété résistante au stade cornet peut être sensible au stade panicule et l'inverse est possible. Les relations entre les différents aspects de la résistance du maïs aux première et deuxième générations, sont étudiées depuis longtemps dans différentes conditions climatiques. (PATCH et EVERLY, 1945 ; PATCH, DEAY et SNELLING, 1951 ; DICKE, 1954 ; DICKE et GUTHRIE, 1955 ; GUTHRIE, DICKE et NEISWANDER, 1960 ; THOMAS, DICKE et ELDREDGE, 1960 ; GUTHRIE et STRINGFIELD, 1961 a ; FOMIN, 1967 ; BERTRAN, 1969 ; SHURA-BURA, 1973).

b) *En fonction des conditions locales.*

En France, ANGLADE et RAUTOU (1969) ont amélioré la méthode en fonction des conditions locales et ont indiqué cinq critères de résistance :

- 1° abondance des perforations sur feuilles,
- 2° attaque des nervures principales pouvant provoquer la casse des feuilles,
- 3° casse du panicule mâle,
- 4° importance des attaques sur tige et présence d'attaques au niveau de l'épi,
- 5° dénombrement des larves présentes à l'intérieur des tiges, des entrenœuds attaqués et des trous de sortie de larves visibles sur la tige. Ces critères fournissent une mesure globale des dégâts et l'action générale potentielle de la plante sur les niveaux de population de l'insecte.

c) *Le but poursuivi.*

Dès 1933, CAESAR notait une plus grande sensibilité du maïs sucré que des maïs ordinaires (Field ou Dent corn) vis-à-vis de la pyrale. Puis une résistance assez élevée chez « Amargo » (MARSTON, 1929) et une tolérance des variétés « Dent de cheval » (ROUBAUD, 1928 ; VUKA-

SOVIC, 1932) et « Nostrano dell' isola » et « Marano » (HORBER, 1961) ont été observées. Cette différence se manifeste au niveau de l'oviposition et de la survie larvaire à différents stades de croissance des variétés de maïs. Les perforations sur les feuilles sont étendues et nombreuses dans le cas de variétés sensibles (HUBER et STRINGFIELD, 1942 ; CHIANG et HODSON, 1953 ; BELL, 1955 ; DICKE et PENNY, 1956).

4. — *L'intérêt d'une mesure de l'antibiosis au niveau lignée
et d'une mesure globale au niveau hybride cultivé*

Des travaux précis concernent l'amélioration du maïs par une sélection de lignées obtenues à partir de la variété « Amargo » (MARSTON et DIBBLE, 1930 ; MARSTON, 1931) croisée avec des variétés du Michigan. Des lignées résistantes de maïs sucré ont été obtenues par hybridation d'« Amargo » (MARSTON et MAHONEY, 1932). Plusieurs d'entre elles, à forte résistance, ont pu être utilisées dans la pratique à l'état d'hybrides et ont remplacé les variétés de populations (« open pollinated varieties »). Selon PAINTER (1958) les lignées pures qui contribuent à la résistance des hybrides surtout au stade cornet sont : L 317, B2, Oh 7, Oh 40 B, Oh 41, Oh 43, Oh 45, Oh 51 A, W10, W 12, W 23, A 392, R 4, R 61, Hy, WR 3. Il cite quelques hybrides cultivés dans les différentes régions des États-Unis (Ohio, Pennsylvanie, Illinois, Minnesota, Iowa). L'hybride C 92 a été classé comme intermédiaire pour la résistance à la 1^{re} génération de la pyrale. ANGLADE et CANGARDEL (1966) ont étudié les hybrides CI 31 A × B 49 (résistante) et WF 9 × M 14 (sensible). Ils ont montré l'importance de l'utilisation des variétés résistantes en combinaison avec une lutte chimique.

L'obtention de lignées pures et d'hybrides résistants adaptés aux conditions locales permettent une utilisation optimale, parce qu'une variété hautement résistante dans une région géographique ne montre pas nécessairement le même degré de résistance dans d'autres régions. Il faut donc tester le matériel importé des pays étrangers en comparaison avec les hybrides ou lignées indigènes. A ce propos, un projet international a été établi en 1969 et les résultats des essais de quelques pays ont été publiés (ANGLADE et HADZISTEVIC, 1970 ; HUDON, 1971 ; HADZISTEVIC, 1970 ; PERJU, MUSTEA et GRECU, 1972). Quarante lignées originaires de 10 pays ont été essayées en 1969 et 1970 et des expériences sur 10 d'entre elles sont en cours (Hung. Acad. Sci. 1973). Dans ces comptes rendus, les lignées ou hybrides résistants, tolérants ou intermédiaires en relation avec leur précocité et leur valeur agronomique sont énumérés. Ce type de coopération permet de tester une grande quantité de matériel d'origines diverses et de créer des hybrides associant leurs caractères de résistance. De plus, une variété reconnue très résistante dans la plupart des pays peut être diffusée partout où elle peut s'adapter aux conditions climatiques.

En France, afin d'avoir un hybride commercialisable résistant, des essais avec la première génération au stade cornet ont été faits et les lignées ont été classées en sensibles (WF 9, 38-11, F 546), résistantes (F 574, F 64, B 49) et assez résistantes (F 534, F 566) (ANGLADE et RAUTOU, 1970). On constate chez quelques lignées une corrélation entre le niveau d'attaque par *Ostrinia* et la résistance à *Helminthosporium* ; les lignées peuvent être classées ainsi par ordre croissant de sensibilité : WF 9, Pb 24, F 542, F 562, A 619, Oh 43, HT 78, B 49 (ANGLADE et MOLOT, 1967 b).

V. — FACTEURS INTERVENANT DANS LA RÉSISTANCE DU MAÏS

Il existe plusieurs sortes de résistance car selon le stade de développement de la plante au moment de l'infestation, les chenilles s'alimentent sur des organes différents. Au stade plantule, la plupart des variétés sont résistantes. Au stade cornet, quelques variétés perdent leur résistance, d'autres la gardent. Celle-ci est appelée « 1st brood borer resistance » (GUTHRIE, DICKE et NEIS-

WANDER, 1960) parce qu'au champ les plantes sont généralement attaquées à ce stade par la population de première génération. Au stade « panicule dégagé », l'antibiosis est associée aux gaines et collets de la plante. Cette résistance est appelée « 2nd brood borer resistance » (PESHO, DICKE et RUSSELL, 1965, GUTHRIE, HUGGANS et CHATTERJI, 1970, GUTHRIE, RUSSELL et JENNINGS, 1972).

A. — Les facteurs biochimiques

Il a été avancé que la résistance du maïs à la pyrale pourrait être due à une déficience nutritionnelle, mais les travaux suivants de BECK et collaborateurs ont confirmé qu'elle n'est due qu'à des substances qui agissent à la fois comme dissuadants alimentaires et comme inhibiteurs biochimiques du métabolisme se trouvant dans les tissus du maïs (BECK et STAUFFER, 1957 ; SMISSMAN, LAPIDUS et BECK, 1957).

On connaît depuis longtemps la résistance des plantules et des plantes jeunes de maïs vis-à-vis de la pyrale (HUBER, 1937, PATCH, 1943 ; LUCKMAN et DECKER, 1952). Celle-ci peut être expliquée par la forte concentration d'un facteur de résistance qui varie en fonction du stade de développement du maïs et selon les organes de la plante qui contiendraient alors une grande quantité de ce facteur. (BECK, 1957 a, b ; LOOMIS, BECK et STAUFFER, 1957 ; BECK, KASKE et SMISSMAN, 1957 ; PRITULA, 1973 ; SHURA-BURA, 1973). Les chenilles ne consomment pas au stade jeune plante les feuilles de variétés plus tard sensibles. Par contre, les très jeunes panicules qui en contiennent moins sont attaquées. La résistance dépend donc de la présence et de la concentration d'un facteur de résistance dans des tissus particuliers et à un stade précis de la croissance du maïs (BECK, 1957 b). Ce facteur est plus concentré dans les racines pendant le stade cornet et diminue selon les parties de la plante proportionnellement à la distance les séparant des racines (KLUN et ROBINSON, 1969). Cependant, les feuilles supérieures contiennent plus de ce facteur que les feuilles inférieures (MOLOT et ANGLADE, 1968). Quelques lignées deviennent beaucoup plus sensibles lorsque les plantes vieillissent alors que d'autres gardent leur résistance juvénile (BECK, 1957 b).

BECK (1957 b) et BECK et STAUFFER (1957) ont montré la présence de plusieurs facteurs de résistance : éthéro-solubles (RFA, RFC) et éthéro-insoluble (RFB). Le facteur de résistance A (RFA) la 6-méthoxy-2(3)-benzoxazolinone a été identifié par SMISSMAN, LAPIDUS et BECK (1957) et estimé quantitativement par BECK, KASKE et SMISSMAN (1957). Le facteur de résistance C (RFC) 2,4-dihydroxy-7-méthonyl-1,4-benzoxazine-3-one est un précurseur phénolique du RFA (BECK, 1957 b, LOOMIS, BECK et STAUFFER, 1957). Sa présence dans les feuilles a été établie ultérieurement (SMISSMAN, KRISTIANSEN et BECK, 1962). Le facteur de résistance B (RFB) n'a jamais été isolé ou caractérisé, mais il semble peu important dans le phénomène de résistance de la plupart des variétés de maïs (BECK, 1957 b, 1960).

La benzoxazolinone et le RFA agissent comme inhibiteurs de croissance vis-à-vis d'autres organismes : bactéries, champignons (BECK et STAUFFER, 1957 ; BECK et SMISSMAN, 1960). En étudiant les effets des analogues de la benzoxazolinone, BECK et SMISSMAN (1960) ont montré que les différents organismes réagissent à des caractères différents de la molécule : l'inhibition des champignons dépend de la présence de groupes lipidiques solubles sur le noyau benzénique et de groupes azoté (N) ou aminé (NH) sur un hydroxyphénol. L'activité fongicide ne dépend pas d'un groupe oxazole, alors que l'inhibition de la croissance des chenilles est liée à la présence d'un groupe oxazole ou thiazole ; les substances phénoliques sont généralement moins actives. Il serait cependant possible que divers acides phénols qui ont un effet inhibiteur sur le développement des *Fusarium* (*in vitro*) puissent être des facteurs de résistance à la pyrale (ANGLADE et MOLOT, 1967 a). Ultérieurement, les dosages d'une substance identifiable au RFA dans les tissus foliaires de plusieurs lignées ont montré une relation entre les teneurs des tissus en cette substance et la sensibilité des plantes à la pyrale et à l'helminthosporiose (MOLOT et ANGLADE, 1968).

Les variations de teneur en RFA expliquent d'une part la diminution de la résistance à la pyrale de la levée à la floraison, qui se traduit par une diminution du taux de mortalité larvaire,

et d'autre part les différences de sensibilité d'origine génétique constatées notamment lors de l'alimentation des jeunes chenilles sur les feuilles du cornet (BECK, 1957 *b*).

L'activité du RFA est inversement proportionnelle à la concentration en glucose de l'alimentation (BECK, 1957 *a*), si bien que les chenilles sont protégées contre le RFA par l'attraction qu'exercent sur elles les tissus plus sucrés. Cela se passe comme si le glucose intervenait dans la dégradation métabolique et l'élimination du RFA (BECK, 1960). Ce cas est observé surtout chez les chenilles âgées, les besoins en sucre des jeunes chenilles étant négligeables (BECK, 1957 *a*). Plus tard, BECK (1960) a précisé par des essais en laboratoire que le RFA exerce un effet défavorable sur le comportement alimentaire des larves de premier stade en agissant comme un dissuadant alimentaire (« Feeding deterrent ») et pas simplement comme répulsif (« Repellent »).

En fait, le RFA montre une action inhibitrice du métabolisme de croissance et une action dissuadante sur l'alimentation. Il en résulte un jeûne entraînant l'exposition des larves affaiblies aux conditions climatiques défavorables et des déplacements sur la plante car la chenille ne se fixe pas sur un site alimentaire (BECK, 1960 ; ANGLADE et CANGARDEL, 1966). Donc les deux effets du RFA contribuent à la résistance du maïs dans les champs.

A l'aide des isotopes radioactifs, KLUN et BRINDLEY (1966) ont observé que le 6-méthoxy-2 (3)-benzoxazolinone (6MBOA) n'est pas un facteur actif de résistance, mais simplement un indicateur de la résistance du maïs au stade cornet aux chenilles de première génération. Par contre, le précurseur aglucone du 6MBOA : 2,4-dihydroxy-7-méthoxy-1,4-benzoxanin-3-(4 H)-one (DIMBOA) ajouté au milieu artificiel exerce une action inhibitrice sur la croissance et les chenilles meurent au premier stade (KLUN, TIPTON et BRINDLEY, 1967). Ces résultats ont été confirmés par la détermination spectrophoto-fluorométrique (BOWMAN, BEROZA et KLUN, 1968). KLUN *et al.* (1970) démontrent à l'aide d'une analyse diallele de 11 lignées consanguines qu'il existe une corrélation très significative entre la concentration en DIMBOA et la résistance à l'alimentation sur le feuillage (« Leaf feeding ») des lignées pures et des premiers croisements. Récemment, REED, BRINDLEY et SHOWERS (1972) ont démontré que le pourcentage de mortalité larvaire est associé à la concentration du DIMBOA dans les tissus de maïs.

B. — Les études génétiques

La détermination du nombre et la localisation des gènes ou des facteurs génétiques sur les chromosomes ont été faites par IBRAHIM (1954). Il a remarqué que la résistance des feuilles de la variété A 411 est associée à un gène sur le bras long du chromosome 3, à un autre sur le 4 et probablement à un troisième sur le bras long du chromosome 5. En étudiant la résistance du feuillage de l'hybride susc. $\times$ rés. (M 14 $\times$ MS 1) en F_3 à la première génération de pyrale, la ségrégation des gènes sur 3 locus ou plus est montrée par IBRAHIM (1954). De même, l'hybride B 14 $\times$ N 32 (susc. $\times$ rés.) a servi à montrer qu'il existe une ou deux paires de gènes de résistance (PENNY et DICKE, 1956). Dans le cas de deux croisements M 14 $\times$ GL 7 V 17 et WF 9 $\times$ GL 7 V 17 étudiés en F_2 et rétrocroisement (« Back Cross ») la différence de résistance est conditionnée par la ségrégation des gènes sur un seul locus. Le gène résistant est lié aux gènes des parents GL 7 V 17 avec les fréquences de « crossing over » de 31-37 p. 100 (PENNY et DICKE, 1957).

Plusieurs techniques ont été utilisées pour obtenir une résistance de haut niveau. Dans ce domaine, les études génétiques ont une grande importance parce que les gènes de résistance qui sont dominants peuvent être transférés par croisements aux lignées agronomiquement intéressantes. FLEMING *et al.* (1958) concluent que les gènes dominants conditionnent la résistance à l'alimentation sur le feuillage (« Leaf feeding ») et par conséquent les dégâts. Le « Back cross » a été une méthode préconisée pour transférer la résistance dans les lignées pures. Leurs résultats montrent une meilleure résistance, en raison de la vigueur hybride. Les études de population des chenilles de première génération sur un croisement CI 31 A $\times$ B 37 ont montré à l'aide d'infestations artificielles que la plupart des variations génétiques sont additives (SCOTT, HALLAUER et DICKE, 1964). D'autre part, les lignées diffèrent par le niveau de la dominance de leur résistance

dans les croisements diallèles (MATZINGER, SPRAGUE et COCKERHAM, 1959 ; SCOTT et DICKE, 1965). La résistance de CI 31 A est due à la présence de gènes sur les bras courts des chromosomes 2 et 4 et sur les bras longs des chromosomes 4 et 6. Chez la variété B 37 les mêmes gènes sont observés, mais il en a un de plus sur le bras long du chromosome 8 (SCOTT, DICKE et PESHO, 1966). Selon SCOTT et GUTHRIE (1967), l'épistasie a de l'importance dans l'expression de la résistance. Les hybrides doubles avec 3 ou plusieurs lignées résistantes dans leur pédigrée donnent un niveau élevé de résistance envers la première génération de la pyrale. Plus de 600 lignées ont été étudiées, mais seule la lignée B 52 a montré un niveau élevé de résistance contre la deuxième génération (PESHO, DICKE et RUSSELL, 1965 ; GUTHRIE, RUSSELL et JENNINGS, 1972). Récemment, JENNINGS *et al.* (1974) ont cherché à connaître le mécanisme génétique de cette haute résistance à la deuxième génération qui peut être due à l'effet cumulatif d'un nombre inconnu de loci.

En présence de cytoplasme Tcms (cytoplasmic male sterility), la sensibilité du feuillage vis-à-vis des jeunes larves de première génération est plus élevée ; ceci serait dû à la présence de petites quantités de substances azotées nutritionnelles (PESHO, RUSSELL et DICKE, 1969). Le taux de survie est important sur l'hybride « opaque 2 ». Le nombre de chenilles et leurs dégâts sont influencés par les changements biologiques provoqués par la présence du gène « opaque 2 » (WINDELS, CHIANG et STUCKER, 1972).

VI. — RELATION AVEC LES AUTRES ORGANISMES

On a mis parfois en évidence des corrélations entre la résistance à la pyrale et l'importance des attaques par d'autres organismes : insectes ou micro-organismes, par exemple. Dans des expériences avec des lignées et des hybrides, HUBER et STRINGFIELD (1942) ont remarqué une corrélation positive et significative entre la résistance à la pyrale et au puceron, *Rhopalosiphum maidis* Fitch. Selon GUTHRIE et WALTER (1961), ce type de relation n'est pas régulièrement constaté dans le cas de lignées de maïs sucré vis-à-vis de la pyrale et de la noctuelle, *Heliothis zea* Boddie. Il existe une relation de sensibilité à la pyrale et aux micro-organismes qui provoquent le « Stalk rot » du maïs (CHRISTENSEN et SCHNEIDER, 1950, WITNEY et MARTIMORE, 1959 ; CHIANG et WILCOXSON, 1961 ; VIRTANEN, 1961). Les champignons concernés sont *Helminthosporium turcicum* PASS. (ANGLADE et MOLOT, 1967 a). *Diplodia zea* SCHEW. (BEMILIER et PAPPELIS, 1965 ; CHIANG, 1965), *Fusarium graminearum* SCHEW. (CHIANG, 1965).

CONCLUSION

Les différents aspects concernant la biologie de la pyrale qui doivent être examinés sont : le comportement trophique, les relations existant entre la nutrition et la physiologie dans différentes conditions écologiques sans négliger les caractères des variétés du maïs. Car les variétés résistantes, réduisent principalement la population de la pyrale, comme cela est précisément signalé aux États-Unis (SPARKS *et al.*, 1967). La mise en évidence des différences spécifiques de résistance selon la date de semis, la précocité, la surface foliaire et d'autres caractères liés aux conditions de culture (ZAMFIROV, 1972), les corrélations existant entre la pyrale et d'autres insectes ou certains micro-organismes, sont à considérer. Les efforts doivent être orientés vers une résistance aux générations successives chez les mêmes hybrides, bien que les dégâts en première génération soient souvent les plus importants.

Entomologistes et généticiens s'associent afin d'améliorer les variétés résistantes du maïs. La recherche concernant l'hybridation doit être poursuivie en utilisant la sélection visuelle,

cependant l'efficacité de la sélection continue doit être renforcée par l'analyse chimique (PENNY, SCOTT et GUTHRIE, 1967).

En bref, toutes ces considérations peuvent donner une nouvelle approche dans la recherche de variétés résistantes (CHIANG et HOLDAWAY, 1960). Ces principes paraissent bénéfiques dans la « Lutte intégrée » contre ce ravageur. De même les résultats de chaque année doivent être discutés sur un plan international entre les pays participants afin d'envisager un programme, car certaines lignées montrent une résistance régulière dans des pays autres que celui d'origine.

Reçu pour publication en mars 1975.

REMERCIEMENTS

J'exprime mes sincères remerciements à M. J. P. MOREAU, Maître de Recherches au C. N. R. A., pour les conseils qu'il a bien voulu me donner au cours de la mise au point de mon manuscrit.

SUMMARY

RESISTANCE OF MAIZE TO THE EUROPEAN CORN BORER, *OSTRINIA NUBILALIS* HBN. (LEPIDOPTERA : PYRAUSTIDAE)

The resistance of maize (*Zea mays* L.) to the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.) differs as per the phenological stage, variety, region etc. The growth stage, egg-source, generation of this insect equally play a role in this phenomenon. Intensive research explained that the resistance is due to presence of toxic substances (Resistance factors) in the plant tissues ; their effects are observed on feeding, survival, development and reproduction of corn borer. The study of genetics permitted to improve this resistance as well as the agronomic value of these varieties. In this domain, the efforts made by International Commission give satisfactory results. The resistant varieties thus, have great importance in control ; these varieties can be utilized in combination with other methods in « Integrated control » in order to limit the yield loss caused by this insect-pest whose economic importance is well known.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGLADE P., 1961. Essais d'application d'une méthode américaine de jugement des lignées de maïs au moyen de la notation des dégâts provoqués par infestation artificielle de la pyrale (*Ostrinia nubilalis* HBN.). *Rev. Zool. agric. appl.*, **10-12**, 139-150.
- ANGLADE P., CANGARDEL H., 1966. Valeurs respectives des variétés résistantes dans la lutte chimique et de leur combinaison dans la réduction des populations de la pyrale du maïs. (*Ostrinia nubilalis* HBN.) Premiers essais sur infestation artificielle. *Rev. Zool. agric. appl.*, **7-9**, 122-125.
- ANGLADE P., HADZISTEVIC D., 1970. International cooperative study of resistance of several european inbred lines of maize to European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.). *OEPP Publ.*, ser A, **54**, 57-62.
- ANGLADE P., MOLOT P. M., 1967 a. Facteurs biochimiques de résistance du maïs communs à certains insectes et cryptogames pathogènes. *Meded. Rijksfac. Landwet. Gent.*, **32**, 328-334.
- ANGLADE P., MOLOT P. M., 1967 b. Mise en évidence d'une relation entre les sensibilités des lignées de maïs à la pyrale (*Ostrinia nubilalis* HBN.) et à l'helminthosporiose (*Helminthosporium turcicum* PASS.). *Ann. Epiphyties*, **18**, 279-284.
- ANGLADE P., RAUTOU S., 1969. État actuel en France de l'amélioration du maïs pour résistance à la pyrale (*Ostrinia nubilalis* HBN.). *OEPP Publ.*, ser A, **54**, 45-55.
- ANGLADE P., RAUTOU S., 1970. Programme et premiers résultats de l'amélioration du maïs pour la résistance à la pyrale. *C. R. Acad. agric. Fr.*, **7**, 389-396.

- BECK S. D., 1951. Nutritional aspects of host plant resistance to the European corn borer. *Proc. N. Centr. Am. Ass. Eco. Ent.*, **6**, 58.
- BECK S. D., 1956 a. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HUBN.), and its principal host plant. I. Orientation and feeding behaviour of the larva on the corn plant. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **49**, 552-558.
- BECK S. D., 1956 b. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HUBN.), and its principal host plant. II. The influence of nutritional factors on larval establishment and development on the corn plant. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **49**, 582-588.
- BECK S. D., 1957 a. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HUBN.), and its host plant. IV. Larval saccharotrophism and host plant resistance. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **50**, 247-250.
- BECK S. D., 1957 b. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HUBN.), and its host plant. VI. Host plant resistance to larval establishment. *J. Insect Physiol.*, **1**, 158-177.
- BECK S. D., 1960. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HUBN.), and its host plant. VII. Larval feeding behaviour and host plant resistance. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **53**, 206-212.
- BECK S. D., 1963. Behavioural aspects of host plant specificity. *Proc. N. Centr. Br. Ent. Soc. Amer.*, **18**, 27-28.
- BECK S. D., 1965. Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Ent.*, **10**, 207-232.
- BECK S. D., HANEC W., 1958. Effects of amino acids on feeding behaviour of the European corn borer. *J. Insect Physiol.*, **2**, 85-96.
- BECK S. D., KASKE E. T., SMISSMAN E. E., 1957. Quantitative estimation of the resistance factor 6-methoxy benzoxazolinone in corn tissue. *J. Agr. Food. Chem.*, **5**, 933-935.
- BECK S. D., LILLY J. H., 1949. Report on European corn borer resistance investigations. *Iowa State J. Sci.*, **23**, 249-259.
- BECK S. D., SMISSMAN E., 1960. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HBN.), and its host plant. VIII. Laboratory evaluation of host plant resistance to larval growth and survival. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **53**, 755-762.
- BECK S. D., SMISSMAN E., 1961. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HBN.), and its host plant. IX. Biological activity of chemical analogs of corn resistance factor A (6-methoxy benzoxazolinone). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **54**, 53-61.
- BECK S. D., STAUFFER J. F., 1957. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HBN.), and its host plant. III. Toxic factor influencing larval establishment. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **50**, 166-170.
- BELL M. E., 1955. Histology of the maize plant in relation to corn borer infestation. *Iowa State J. Sci.*, **29**, 373-375.
- BEMILLER J. N., PAPPELIS A. J., 1965. 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one glucoside in corn I. Relation of water soluble, 1-butanol glucoside fraction content of pith cores and stalk rot resistance. *Phytopath.*, **55**, 1237-1243.
- BERTALAN D., 1969. Resistance and tolerance of corn to the frit fly (*Oscinella frit* L.) and the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.) at Martonvasar. *Contemp. Agri.*, **17**, 245-248.
- BOBIRNAC B., 1961. Contributions to the study of the maize stalk borer (*Pyrausta nubilalis* HBN.) in Oltenia. *Lucr. Stiint. Inst. agr. « T. Vladimirescu » Craiova*, 219-239.
- BOTTGER G. T., 1940. Preliminary studies of the nutritive requirements of the European corn borer. *J. Agr. Res.*, **60**, 249-257.
- BOWMAN M. L., BEROZA M., KLUN J. A., 1968. Spectrophotofluorometric determination of 6-methoxy-2-benzoxazolinone, an indicator of resistance to European corn borer in *Zea mays*. *J. econ. Ent.*, **61**, 120-123.
- BRUNSON A. M., 1948. Inbred line P 8 released. *Ann. Rep. Purdue Univ. Agr. Expt. Sta.*, **60**, 7.
- BURDIT A. K., HOLDAWAY F. G., 1959. An evaluation of resistance of corn leaf tissue to feeding by European corn borer larvae. *J. econ. Ent.*, **52**, 1171-1180.
- CAESAR L., 1933. The corn borer situation in Ontario in 1932. *Rep. Ent. Soc. Ontario*, 1932. **63**, 41-45.
- CANNON W. N., ORTEGA C. A., 1966. Studies of *Ostrinia nubilalis* larvae (Lepidoptera : Pyraustidae) on corn plants supplied with various amounts of nitrogen and phosphorus I. Survival. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **59**, 631-638.
- CHIANG H. C., 1965. Relation of *Ostrinia nubilalis* (HBN) to the growth and yield of *Zea mays* L. 12th, *Proc. Intern. Congr. Ent. London*, 1964, 605-606.
- CHIANG H. C., HODSON A. C., 1953. Leaf injury caused by first generation corn borer in field corn. *J. econ. Ent.*, **46**, 68-73.
- CHIANG H. C., HOLDAWAY F. G., 1960. Relative effectiveness of resistance of field corn to the European corn borer, *Pyrausta nubilalis*, in crop protection and in population control. *J. econ. Ent.*, **53**, 918-924.
- CHIANG H. C., WILCOXSON R. D., 1961. Interactions of the European corn borer and stalk rot in corn. *J. econ. Ent.*, **54**, 850-852.
- CHIPPENDALE G. M., BECK S. D., 1964. Nutrition of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (HBN.). V. ascorbic acid as the corn leaf factor. *Ent. exp. appl.*, **7**, 241-248.
- CHRISTENSEN J. J., SCHNEIDER C. L., 1950. European corn borer (*Pyrausta nubilalis* HBN.) in relation to shank, stalk and ear rots of corn. *Phytopath.*, **40**, 284-291.

- DICKE F. F., 1954. Breeding for resistance to European corn borer. *Proc. Ann. Hybrid. Corn Industry Res. Conf.*, **9**, 44-53.
- DICKE F. F., GUTHRIE W. D., 1955. Advances in European corn borer research. *Proc. N. Centr. Br. Ent. Soc. Amer.*, **10**, 12-13.
- DICKE F. F., LEUCK D. B., PENNY L. H., 1958. The status of varietal resistance to second brood infestation of the European corn borer. *Proc. N. Centr. Br. Ent. Soc. Amer.*, **13**, 54-55.
- DICKE F. F., PENNY L. H., 1956. European corn borer resistance and its source in new experimental field corn hybrids. *Proc. N. Centr. Br. Ent. Soc. Amer.*, **11**, 67-68.
- EVERLY R. T., 1959. Influence of height and stage of development of dent corn on oviposition by European corn borer moths. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **52**, 272-279.
- FICHT G. A., 1936. Relative resistance of selected strains of corn to European corn borer. *J. econ. Ent.*, **29**, 687-691.
- FLEMING A. A., SINGH R., HAYES H. K., PINNELL E. L., 1958. Inheritance in maize of reaction to European corn borer and its relationship to certain agronomic characters. *Minnesota Univ. Agr. Exp. Stn. Tech. Bull.*, **226**, 32 p.
- FOMIN L. A., 1967. Resistance of maize leaves to the larvae of *Pyrausta nubilalis*. *Hb. Sbor. Tr. Aspir. Molod. nauch. sotrum.*, **8**, 93-99.
- GUTHRIE W. D., 1969. European corn borer resistance investigations USDA = ARS. ERD mimeograph, Ankeny, 51 p.
- GUTHRIE W. D., DICKE F. F., NEISWANDER C. R., 1960. Leaf and sheath feeding resistance to the European corn borer in eight inbred lines of dent corn. *Ohio Agr. Exp. Stn. Res. Bull.*, **860**, 38 p.
- GUTHRIE W. D., HUGGANS J. L., CHATTERJI S. M., 1970. Sheath and collar feeding resistance to second brood European corn borer in six inbred lines of dent corn. *Iowa State J. Sci.*, **44**, 297-311.
- GUTHRIE W. D., RUSSELL W. A., JENNINGS C. W., 1972. Resistance of maize to second brood European corn borer. *Proc. Ann. Corn. Sorghum Res. Conf.*, **26**, 165-179.
- GUTHRIE W. D., STRINGFIELD G. H., 1961 a. The recovery of genes controlling corn borer resistance in a back crossing programme. *J. econ. Ent.*, **54**, 267-270.
- GUTHRIE W. D., STRINGFIELD G. H., 1961 b. Use of test crosses in breeding for resistance to the European corn borer. *J. econ. Ent.*, **54**, 784-787.
- GUTHRIE W. D., WALTER E. V., 1961. Corn earworm and European corn borer resistance in sweet corn inbred lines. *J. econ. Ent.*, **54**, 1248-1250.
- HADZISTEVIC D., 1970. A progress report on the international project on the ecology of *Ostrinia nubilalis*, the European corn borer. *Zast. Bilja*, **110-111**, 379-388.
- HORBER E., 1961. Versuche zur Verhinderung der von Maikäferengerling (*Melolontha vulgaris* F.), von der Fritfliege (*Oscinella frit* L.) und von Maiszünsler (*Pyrausta nubilalis* HBN.) verursachten Schaden mittels resistenten Sorten. *Jb. Schweiz.*, **75**, 635-669.
- HUBER L. L., 1937. European corn borer resistance. *Ohio Agr. Exp. Stn. Bull.*, **579**, 43-53.
- HUBER L. L., STRINGFIELD G. H., 1942. Aphid infestation of strains of corn as an index of their susceptibility to corn borer attack. *J. Agr. Res.*, **64**, 283-291.
- HUDON M., 1971. A progress report on the international project on the ecology of *Ostrinia nubilalis*, the European corn borer. *Bull. Ent. Soc. Amer.*, **17**, 98-101.
- HUGGANS J. L., GUTHRIE W. D., 1970. Influence of egg source on the efficacy of European corn borer larvae. *Iowa State J. Sci.*, **44**, 313-353.
- HUNGARIAN ACADEMY SCIENCES Agril. Res. Inst., 1973. Report of the international project on *Ostrinia nubilalis* phase I results 1969 and 1970. *Ed. Dolinka B.*, 168 p.
- IBRAHIM M. A., 1954. Association tests between chromosomal interchanges in maize and resistance to the European corn borer. *Agron. J.*, **46**, 293-298.
- JENNINGS C. W., RUSSELL W. A., GUTHRIE W. D., GRINDELAND R. L., 1974. Genetics of resistance in maize to second brood European corn borer. *Iowa State J. Sci.*, **48**, 267-280.
- KLUN J. A., BRINDLEY T. A., 1966. Role of 6-methoxy-benzoxazolinone in inbred resistance of the host plant (maize) to first brood larvae of European corn borer. *J. econ. Ent.*, **59**, 711-718.
- KLUN J. A., GUTHRIE W. D., HALLAUER A. R., RUSSEL W. A., 1970. Genetic nature of the corn factor 2, 4-dihydroxy-7-methoxy-2 H-1,4-benzoxazin-3-4HO-one and resistance of the European corn borer in diallel set of eleven maize inbreds. *Crop. Sci.*, **10**, 87-90.
- KLUN J. A., ROBINSON J. F., 1969. Concentration of two 1,4-benzoxazinones in dent corn at various stages of development of plant and relation to resistance of the host plant to the European corn borer. *J. econ. Ent.*, **62**, 214-220.
- KLUN J. A., TIPTON C. L., BRINDLEY T. A., 1967. 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxanin-3-one (DIMBOA), an active agent in the resistance of maize to European corn borer. *J. econ. Ent.*, **60**, 1529-1533.
- LAZAREVIC B., 1961. Inquiries into resistance of some hybrid corns towards the corn borer. *Ann. Epiphyties*, **12**, 405-411.
- LAZAREVIC B., 1962. The resistance of some strains of maize to *Ostrinia nubilalis*. *Agron. Glasn.*, **57**, 404-407.

- LOOMIS R. S., BECK S. D., STAUFFER J. E., 1957. The European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (HBN.), and its host plant. V. A. Chemical study of host plant resistance. *Plant Physiol.*, **32**, 379-385.
- LUCKMANN W. H., DECKER G. C., 1952. A corn plant maturity index for use in European corn borer ecological and control investigations. *J. econ. Ent.*, **45**, 226-232.
- MARSTON A. R., 1929. Progress in breeding corn to resist the European corn borer. *Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario*, **60**, 51-54.
- MARSTON A. R., 1931. Breeding European corn borer resistant corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, **23**, 960-964.
- MARSTON A. R., DIBBLE C. B., 1930. Investigations of corn borer control at Monore. *Mich. State Univ. Agr. Exp. Spec. Bull.*, **204**, 47 p.
- MARSTON A. R., MAHONEY C. H., 1932. Progress report on breeding of sweet corn for corn borer resistance. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **29**, 472-476.
- MATZINGER D. E., SPRAGNE G. E., COCKERHAM C. C., 1959. Diallel crosses of maize in experiments repeated over locations and years. *J. Agron.*, **51**, 346-350.
- MOLOT P. M., ANGLADE P., 1968. Résistance commune des lignées du maïs à l'helminthosporiose (*Helminthosporium turcicum* PASS.) et à la pyrale (*Ostrinia nubilalis* HBN.) en relation avec la présence d'une substance identifiable à la 6-méthoxy-2(3)-benzoxazolinone. *Ann. Epiphyties*, **19**, 75-95.
- MOORE R. H., 1928. Odorous constituents of the corn plant in their relation to the European corn borer. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.*, **8**, 16-18.
- MUSTEA D., CIORLAUS L., 1967. Behaviour of corn inbred lines to attack of European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.). *Ann. Inst. Cerc. Prot. Plant.*, **5**, 245-252.
- MUSTEA D., SUBA T., 1959. Behaviour of some inbred lines and hybrids under attack by the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.) at the Lovrin (Banal) agril. Station. *Contemp. Agric.*, **17**, 195-202.
- MUSTEA D., TATARU V., PERJU T., 1971. Indicative determination of blaril reaction in the resistance study on maize to the attack of stem borer (*Ostrinia nubilalis* HBN.). *St. Cerc. biol. ser. Bot.*, **23**, 519-525.
- NEISWANDER C. R., HERR E. A., 1930. Correlation of corn borer population with degree of damage. *J. econ. Ent.*, **23**, 938-945.
- NEISWANDER C. R., SNELLING R. O., DICKE F. F., 1949. Report of the committee on uniform methods of recording differential insect injury in plantings of corn strains. *Ohio Agr. Exp. Stn.*, 13 p.
- PAINTER R. H., 1951. Insect resistance in crop plants. The Macmillan Company, New York, 520 p.
- PAINTER R. H., 1958. Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Ent.*, **3**, 267-290.
- PATCH L. H., 1943. Survival, weight and location of European corn borer on resistant and susceptible field corn. *J. Agric. Res.*, **66**, 7-19.
- PATCH L. H., 1947. Manual infestation of dent corn to study resistance to European corn borer. *J. econ. Ent.*, **40**, 667-671.
- PATCH L. H., DEAY H. O., 1948. Effect of plant development on resistance of corn hybrids to European corn borer. *J. econ. Ent.*, **41**, 766-769.
- PATCH L. H., DEAY H. O., SNELLING R. O., 1951. Stalk breakage of dent corn infested with the august generation of the European corn borer. *J. econ. Ent.*, **44**, 534-539.
- PATCH L. H., EVERLY R. T., 1945. Resistance of dent corn inbred lines to survival of first generation European corn borer larvae. *USDA Tech. Bull.* **893**, 10 p.
- PATCH L. H., PEIRCE L. L., 1933. Laboratory production of clusters of European corn borer eggs for use in hand infestation of corn. *J. econ. Ent.*, **26**, 196-204.
- PENNY L. H., DICKE F. F., 1956. Inheritance of resistance in corn to leaf feeding of the European corn borer. *Agron. J.*, **48**, 200-203.
- PENNY L. H., DICKE F. F., 1957. A single gene pair controlling segregation of European corn borer resistance. *Agron. J.*, **49**, 193-196.
- PENNY L. H., SCOTT G. E., GUTHRIE W. D., 1967. Recurrent selection for European corn borer resistance in maize. *Crop Sci.*, **7**, 407-408.
- PEREVERZEV D. S., 1973. Maize resistance to the first generation of the European corn borer in the Kuban. *Proc. All Union Sci. Res. Inst. Plant Prot.*, **37**, 129-143.
- PERJU T., MUSTEA D., GRECU C., 1972. Study on resistance in the category of inbreds of maize to the attack of stem borer executed in the cadre « International cooperative project ». *Stud. Cerc. biol. ser. Bot.*, **24**, 47-53.
- PESHO G. R., DICKE F. F., RUSSELL W. A., 1965. Resistance of inbred lines of corn (*Zea mays* L.) to the second brood of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis* HUBNER). *Iowa State J. Sci.*, **40**, 85-98.
- PESHO G. R., RUSSELL W. A., DICKE F. F., 1969. Effect of cytoplasmic male sterility pollen restorer genes on first brood European corn borer resistance among different genotypes of hybrid corn. *Iowa State J. Sci.*, **44**, 165-184.
- PRITULA G. I., 1973. Role of secondary metabolism in maize resistance to the European corn borer. *Proc. All Union Sci. Res. Inst. Plant Prot.* **37**, 113-120.
- RATHORE Y. S., 1973. Inheritance and survival on field corn of European corn borer larvae reared on a meridic diet. *Diss. Abstr.*, **33**, 3694.

- RATHORE Y. S., GUTHRIE W. D., 1973. European corn borer : leaf feeding damage of field corn by larvae reared for 87 generations on a meridic diet. *J. econ. Ent.*, **66**, 1195-1196.
- REED G. L., BRINDLEY T. A., SHOWERS W. B., 1972. Influence of resistant corn leaf tissue on the biology of the European corn borer. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **65**, 658-661.
- ROUBAUD E., 1928. Biological researches on *Pyrausta nubilalis* HB. *Intern. Corn Borer Invest. Sci. Repts.*, **1**, 1-40.
- SCOTT G. E., DICKE F. F., 1965. Types of gene action of resistance in corn to leaf feeding of the European corn borer. *Crop Sci.*, **5**, 487-489.
- SCOTT G. E., DICKE F. F., PESHO G. R., 1966. Location of genes conditioning resistance in corn to leaf feeding of the European corn borer. *Crop Sci.*, **6**, 444-446.
- SCOTT G. E., GUTHRIE W. D., 1966. Survival of European corn borer larvae on resistant corn treated with nutritional substances. *J. econ. Ent.*, **5**, 1265-1267.
- SCOTT G. E., GUTHRIE W. D., 1967. Reaction of permutations of maize double crosses to leaf feeding of European corn borer. *Crop Sci.*, **7**, 233-235.
- SCOTT G. E., HALLAUER A. R., DICKE F. F., 1964. Types of gene action conditioning resistance to European corn borer leaf feeding. *Crop Sci.*, **4**, 603-604.
- SHURA-BURA G. B., 1966. On the factors in the resistance of maize to the maize stem borer. 201-206 in FEDSTOVA T. I. (Ed.). The immunity of agricultural plants to diseases and pests. *Trudy Vses mauchno. issled. Inst. Zashch. Rast.*, **26**, 255 p.
- SHURA-BURA G. B., 1973. Specific interrelations between the European corn borer and maize plant in the zones with one and two generations of the insect pest. *Proc. All Union Sci. Res. Inst. Plant Prot.*, **37**, 12-28.
- SMISSMAN E. E., LAPIDUS J. B., BECK S. D., 1957. Isolation and synthesis of an insect resistance factor from corn plants. *J. Am. Chem. Soc.*, **79**, 4697-4698.
- SMISSMAN E. E., KRISTIANSEN O., BECK S. D., 1962. Presence of 6-methoxy-benzoxazolinone in injured corn tissue. *J. Pharm. Sci.*, **51**, 292.
- SPARKS A. N., TRIPLEHORN C. A., CHIANG H. C., GUTHRIE W. D., BRINDLEY T. A., 1967. Some factors influencing populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (HUBNER) in the North Central States : resistance of corn, time of planting and weather conditions. Part II. 1958-62. *Iowa agric. Home Econ. exp. Stn. Res. Bull.*, **559**, 69-103.
- THOMAS W. L., DICKE F. F., ELDREDGE J. C., 1960. Resistance in pop corn to European corn borer (*Pyrausta nubilalis*) leaf feeding. *Agron. J.*, **52**, 299.
- THORSTEINSON A. J., 1960. Host selection in phytophagous insects. *Ann. Rev. Ent.*, **5**, 193-218.
- VIRTANEN A. I., 1961. Some aspects of factors in the maize plant with toxic effects on insect larvae. *Suomen Kemist*, B **34**, 29-31.
- VUKASOVIC P., 1932. Contribution to the study of the corn borer (*Pyrausta nubilalis* HUBN.) in our country. *Glasnik. Tzentr. Khig. Zavoda.*, **7**, 4-6.
- WITNEY N. J., MARTIMORE C. G., 1959. Isolation of the antifungal substance 6-methoxy benzoxazolinone from field corn (*Zea mays* L.) in Canada. *Nature*, **184**, 1320.
- WINDELS M. B., CHIANG H. C., STUCKER R. E., 1972. Survival of the European corn borer on opaque 2 corn hybrids and their normal counterparts. *J. econ. Ent.*, **65**, 1055-1057.
- ZAMFIROV T. S., 1970. The survival of the larvae of the maize stem borer in relation to the stage of development of the maize plant. *Rast. Zashch.*, **18**, 13-15.
- ZAMFIROV T. S., 1972. A study on resistance in selfed lines, local forms and hybrids of maize stem borer. *Rasteniyevidni Nauki*, **9**, 127-133.

CHRONIQUE DES LIVRES

KIRCHNER (Hs A.). — 1975. — GRUNDRISSE DER PHYTOPATHOLOGIE UND DES PFLANZENSCHUTZES.
— 2^e éd. remaniée (1^{re} en 1967), Iéna, Veb Gustav Fischer Verlag, 1975. 328 p., 194 fig.,
bibliogr.

Cet ouvrage comprend une partie générale qui occupe un peu plus du quart consacrée successivement à :

- un court historique de la protection des plantes dans lequel les termes usuels et les néologismes sont expliqués,
- un rappel illustré de la classification des maladies et des ennemis des cultures,
- un chapitre sur les carences et maladies physiologiques,
- des données sur la dynamique des populations, les phénomènes de pullulations, les épidémies et la définition des seuils économiques,
- enfin les divers moyens de protéger la plante, la manière pratique de les utiliser sont décrits avec précision.

Dans la seconde partie, nécessairement la plus développée (252 p.), le lecteur découvrira avec plaisir des données originales sur les ennemis et maladies de plantes cultivées jamais décrits dans d'autres ouvrages comme l'Éillette, le Lin, le Chanvre, etc. et les cultures légumières de plein champ pour lesquelles les problèmes phytosanitaires se présentent en d'autres termes que dans les cultures de type maraîcher.

En tête de chacun des chapitres consacrés aux 17 plantes de grande culture, aux plantes industrielles ou aux légumes ainsi qu'aux 10 arbres et arbustes fruitiers, le lecteur trouvera un tableau d'identification des ennemis, maladies ou autres affections basé sur les symptômes qu'ils provoquent. Une illustration abondante apporte les précisions nécessaires.

On peut regretter qu'elle soit entièrement en noir et blanc, car pour certaines maladies, la couleur évite toute confusion.

Il semble que l'auteur ignore un certain nombre de travaux français qui aurait encore enrichi la documentation qu'il a rassemblée.

On peut adresser des félicitations à l'éditeur pour la qualité et la clarté de la présentation de ce livre, ce qui est un caractère général d'autres ouvrages publiés en Allemagne sur des sujets analogues.

R. C.

DAJOZ (R.), 1974. — DYNAMIQUE DES POPULATIONS. — Paris, Masson, Collection d'Écologie 6, 312 p., 149 figures.

La dynamique des populations n'est certes qu'une partie de l'écologie mais elle revêt une importance particulière eu égard aux espèces animales ou végétales qui déprécient ou réduisent les récoltes, les denrées emmagasinées, parasitent l'homme et les animaux domestiques ou leur transmettent des maladies.

La maîtrise de la dynamique des populations constitue l'élément principal de la lutte intégrée. C'est donc avec plaisir que l'on voit développé, dans cet ouvrage de R. Dajoz, ce qu'il n'avait pu que nous suggérer en une trentaine de pages dans son « Traité d'Écologie » paru en 1970.

Les dix chapitres de la « Dynamique des populations » sont chacun en soi d'un très grand intérêt, qu'il s'agisse entre autres des variations d'abondance et de la croissance des populations, des interactions prédateur-proie, de l'exposé des théories relatives aux mécanismes de la régulation des populations et des études particulièrement approfondies qui ont été réalisées sur des populations naturelles de vertébrés et d'insectes qui, dans certains cas précis, ont abouti à l'élaboration de modèles mathématiques directement utilisables pour l'établissement de prévisions de pullulations d'insectes forestiers.

On aurait aimé que soient rapportés quelques travaux relatifs aux relations parasite-hôte, qu'un plus grand nombre d'exemples de relations insectes-plantes-hôtes illustrant divers types de résistance ou d'inadaptations spatio-temporelles viennent expliciter les variations d'abondance des populations. Et, à ce propos, il semble que l'auteur n'ait pas tiré de certains ouvrages comme celui de TISCHLER « Agrarökologie », qu'il citait dans son « Précis d'Écologie », plusieurs des exemples particulièrement éloquents d'études réalisées sur certains insectes importants des cultures. Il est vrai que l'on ne peut parler de tout.

De même, lorsqu'on voit cités *Cydia pomonella*, *Cecidomyia destructor*, par exemple, au lieu de *Laspeyresia pomonella*, *Mayetiola destructor*, faut-il reprocher à R. DAJOZ de ne pas avoir mis à jour les désignations spécifiques ou génériques ?

Nous espérons donc très vivement que cet ouvrage en langue française puisse rapidement se trouver, non seulement dans toutes les bibliothèques des Enseignants, des chercheurs et des étudiants en sciences biologiques, mais surtout sur leur table de travail.

R. C.

SALES (G.), PYE (D.). — ULTRASONIC COMMUNICATION BY ANIMALS. — Chapman and Hall, Londres, 1974, 281 p.

Une première partie définit brièvement les ultra-sons et présente les méthodes de détection et d'analyse de ces signaux acoustiques.

Les auteurs, ensuite, passent en revue tous les groupes animaux produisant des ultra-sons qui servent aussi bien à la navigation par radar que dans le comportement d'accouplement.

Les différents groupes zoologiques concernés appartiennent à la classe des Insectes (en particulier les Lépidoptères et les Orthoptères) ainsi qu'à celle des Mammifères (surtout les rongeurs, les chauve-souris et les Cétacés).

SOKOLOFF (A.), 1974. — THE BIOLOGY OF *Tribolium* WITH SPECIAL EMPHASIS ON GENETIC ASPECTS. — Oxford, Clarendon Press, 1974, 610 p.

Les Ténébrions du genre *Tribolium* et tout particulièrement *Tribolium castaneum* et *T. confusum* sont essentiellement nuisibles aux produits emmagasinés. De nombreux chercheurs les ont étudiés depuis une cinquantaine d'années environ. Étant donné leur importance économique, leur facilité d'élevage au laboratoire, les entomologistes et les écologistes leur accordent beaucoup d'importance.

Cet ouvrage rassemble des documents provenant de nombreuses sources, pour rendre utilisable, sous une forme claire et accessible, des informations dispersées (et non publiées) sur l'écologie de ces insectes intéressants et difficiles à étudier. Le chapitre 10 résume la distribution géographique des *Tribolium* et rassemble les informations sur la répartition des Ténébrions sous les conditions naturelles. Les chapitres 11 à 14 traitent d'écologie (biologie, comportement, parasites, prise de nourriture, nutrition) et le chapitre 15 de physiologie et de biochimie. Le chapitre 16 résume les nombreuses informations sur l'écologie au niveau des populations et inclus différents modèles mathématiques. Dans certains cas, l'auteur a inclus ses propres observations qui ne sont pas encore publiées. En appendice ; différentes techniques développées pour l'étude en laboratoire de ces ténébrions sont exposées ainsi que les installations qui sont fréquemment utilisées.

CORBETT (J. R.). — THE BIOCHEMICAL MODE OF ACTION OF PESTICIDES. — London, New York, Academic Press, 1974, 330 p.

Cet ouvrage, fort de 300 pages et complété par un copieux index, présente une excellente synthèse de nos connaissances actuelles sur le mode d'action des pesticides. Les fongicides, herbicides et insecticides ne sont pas considérés ici en tant que tels, mais sur la base de leur action moléculaire au niveau des mécanismes cellulaires fondamentaux : respiration, photosynthèse, etc. A ce titre, c'est une référence indispensable aussi bien pour des biochimistes que pour des spécialistes des questions phytosanitaire.

J. L. R.

CONTENTS

G. STREBLER. — Zoocedidium formation mechanisms.....	273
Gilberte GUENNELON, F. d'ARCIER, J. TRINCAL. — Specifications for mass producing <i>Lobesia botrana</i> SCHIFF. (Lepidoptera : Tortricidae) on an artificial diet.....	295
A. FERRAN, J. P. LAFORGE. — The artificial diet of the larvae of the aphidiphagous Ladybird <i>Adonia 11 notata</i> SCHN. (Col. Coccinellidae). II. — Effect of various nitrogens diets on the post-embryonic development.....	311
R. CAYROL. — The effect of various 8 and 16-hour photophase combinations on the development and growth processes in <i>Amathes c.-nigrum</i> (Lep. Noctuidae) larvae. The outline of a theory concerning a type of dormancy.....	321
J. P. LAFRANQUE, M. CANARD. — Biology of the aphidophagous predator <i>Boriomyia subnebulosa</i> (STEPHENS) (Neuroptera, Hemerobiidae) : laboratory experiments and studies in natural winter conditions of the south west of France	331
E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — Effects of the shape and of the dimensions of water traps painted in yellow on the catches of insects in a carrot culture. Special case of Diptera.	345
G. PLANTEVIN. — Biology of <i>Galleria mellonella</i> : moults, growth and development.....	365
L. GRUNER. — Activity of the adults of west indian scarab beetles studied by light and chemical trapping	399
<i>Bibliographical review.</i>	
R. T. GAHUKAR. — Resistance of maize to the european corn borer, <i>Ostrinia nubilalis</i> HBN. (Lepidoptera : Pyraustidae)	425
<i>Books review</i>	439

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — le titre du mémoire : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions* ; f) *titre et résumé anglais* ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse complète de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12 ; 4 photos : 9 × 5,5 ; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur de la publication : M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 12-1975

Dépôt légal : 4^e trimestre 1975. N° d'impression : 1549

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1975	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n° par an	225 F	246 F	45 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n° par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n° par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n° par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n° par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n° par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE 4 n° par an	225 F	246 F	75 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n° par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n° par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n° par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n° par an	105 F	116 F	70 F

APIDOLOGIE, 4 n° par an — Abonnement : France : 50 F
 Étranger sauf R. F. A. : 60 F
 — Le numéro : France : 15 F
 Étranger sauf R. F. A. : 20 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Carte pédologique de France au 1/100 000. Moulins-L 14 et notice explicative par J. C. Favrot. 177 p. et une carte, 1974	53,50 F
Carte pédologique de France au 1/100 000. Toulon-P 23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974	53,50 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974	52,00 F
L'I. N. R. A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974	35,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973	150,00 F
Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974	150,00 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974	85,00 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A. - C. N. R. S. 549 p., 1973	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972	60,00 F
Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché. 671 p., 1972	150,00 F
III^e Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouv en Josas, 7-11 septembre 1970. 332 p., 1972	139,75 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
 Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
 Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
 A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

G. STREBLER. — Mécanismes de formation des zoocécidies.....	273
Gilberte GUENNELON, F. d'ARCIER, J. TRINCAL. — Description d'une production massive de l'Eudémis de la Vigne sur milieu artificiel (<i>Lobesia botrana</i> SCHIFF, <i>Lepidoptera Tortricidae</i>).....	295
A. FERRAN, J. P. LAFORGE. — L'alimentation artificielle des larves de la coccinelle aphidiphage <i>Adonia 11 notata</i> SCHN. (Col. <i>Coccinellidae</i>). II. — Influence de différents aliments azotés sur le développement post-embryonnaire.....	311
R. CAYROL. — Influence de diverses combinaisons des photophases de 8 heures et de 16 heures sur les processus de développement et de croissance chez les larves d' <i>Amathes c.-nigrum</i> (Lep. <i>Noctuidae</i>). Esquisse d'une théorie concernant un type de dormance.....	321
J. P. LAFRANQUE, M. CANARD. — Biologie du prédateur aphidiphage <i>Boriomyia subnebulosa</i> (STEPHENS) (<i>Neuroptera, Hemerobiidae</i>) : études au laboratoire et dans les conditions hivernales du Sud-Ouest de la France.....	331
E. BRUNEL, J. M. RABASSE. — Influence de la forme et de la dimension de pièges à eau colorés en jaune sur les captures d'insectes dans une culture de carotte. Cas particulier des Diptères.....	345
G. PLANTEVIN. — Contribution à l'étude de la biologie de <i>Galleria mellonella</i> : mues, croissance et développement.....	365
L. GRUNER. — Étude de l'activité des adultes de divers Scarabeides antillais au moyen de piégeages lumineux et chimiques.....	399
<i>Mise au point bibliographique.</i>	
R. T. GAHUKAR. — Résistance du maïs à la pyrale <i>Ostrinia nubilalis</i> HBN. (<i>Lepidoptera : Pyraustidae</i>).....	425
<i>Chronique des livres</i>	439

Contents, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents